

# ナミハグモ属の生殖器と体サイズにみられる地理的分化と種多様性

井 原 庸

〒730-8631 広島市中区広瀬北町 9-1 財団法人 広島県環境保健協会

Hiroshima Environment & Health Association, 9-1 Hirose Kitamachi Naka-ku, Hiroshima, 730-8631, Japan

e-mail: yoh.ihara@kanhokyo.or.jp

**Abstract** — The spider genus *Cybaeus* (Cybaeidae) shows enormous diversity in both reproductive organs and body size in Japan. The number of described species of Japanese *Cybaeus* has reached 70 species and there still remains many undescribed species. Most of the species also show extraordinary geographic differentiations mainly in their reproductive organs. This review article briefly summarizes present knowledge on their modes and patterns of geographic differentiation, copulatory organs, circular overlap, species assembly, and biogeography.

**Key words** — *Cybaeus*, geographic differentiation, body size, species diversity, speciation, biogeography

**要 旨** — ナミハグモ属の種多様性には、著しい地理的種分化と、体サイズの分化による同所的な種の組み合わせという2つの側面がある。日本から70種以上が記録されているが、まだ多くの未記載種が残されている。ナガトナミハグモ種群は生殖器の形態に著しい地理的分化を示し、種内の複雑な地理的変異、環状重複、近縁種の側所的分布や同所的共存といった異所的種分化のさまざまな過程がみられた。また、体サイズは種分化とその後の同所的共存に重要な役割を果たすと考えられ、カチドキナミハグモ種群では体サイズの分化が種分化を促進した可能性がある。

**キーワード** — ナミハグモ属、地理的分化、体サイズ、種多様性、種分化、生物地理

## はじめに

ナミハグモ属 *Cybaeus* (ナミハグモ科 Cybaeidae) は、森林に生息する地表生活性のクモ類で、林床の倒木や石の下、落葉層や地下浅層から発見される。森林ではガケジグモ科のヤチグモ類 (Coelotinae) とともに地表性クモ類の主要な構成種といえるが、記載分類が遅れているため正確な採集記録さえ少ないのが現状である。著しい地理的分化を示すのがナミハグモ属の大きな特徴で、日本から70種以上が記録されているが、研究が進むと100種を大きく超えると予想されるきわめて多様なグループである。未記載種が多いだけでなく、種の境界が不明瞭で分類学上の位置づけが困難な集団がみられ、種多様性に関わる進化的過程の研究材料として適している。

ナミハグモ属の種多様性には、著しい地理的種分化と、体サイズの分化による同所的な種の組み合わせという2つの側面がみられる。同一の生息地には体サイズや生息環境の選好性が少しずつ異なる複数種が共存している。さらに、それぞれの種は、地理的な広がりにおいて、体サイズや生殖器の基本的な構造がよく似た近縁種群を構成する。同一サイズグループである近縁種群は地理的にまとまった分布域をもち、その地理的変異のパターンには異所的種分化の

さまざまな過程をみることができる。したがって、地理的変異の実態を把握することは種分化の歴史的過程を再現することにつながるだろう。一方、種を他の集団から生殖的に隔離されている集団 (生物学的種概念) としてとらえると、種分化とは生殖隔離形質の進化とみなすことができる。分化した集団間の二次的接触では、繁殖干渉 (reproductive interference) のような生態学的要因が2種の共存やそれに起因する形質進化に影響をおよぼすかもしれない。地理的変異の研究は、近縁種の共存における体サイズや形態分化の役割、生殖器の急激な進化といった、生殖隔離に関連した多様化の側面を探る上でもたいへん興味深い。

## 1. ナミハグモ属の特徴

### 1-1 形態的特徴

#### (1) 外部形態

ナミハグモ科のクモは、タナグモ科 Agelenidae・ハグモ科 Dictynidae・ヤチグモ亜科 Coelotinae (ガケジグモ科 Amaurobiidae)・Cryphoecinae (ハタケグモ科 Hahniidae) などに類似している (図1, 2) が、出糸突起 (spinneret) の形態によって区別できる (Ubick et al. 2005)。出糸突起は、前出糸突起 (anterior spinner) と後出糸突起 (posterior spinner) の先端節が短く、中出糸突起 (median spinner)

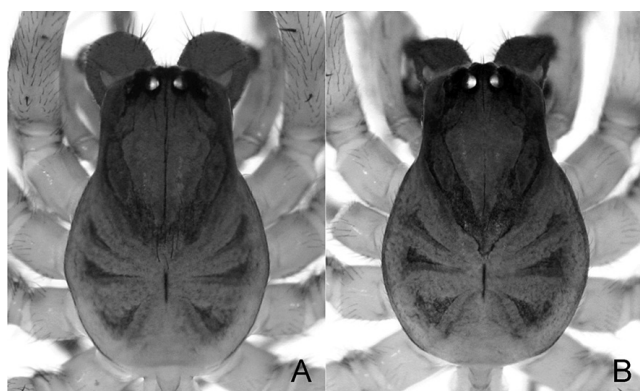


図1 雌雄の頭胸部の違い  
A-B 頭胸部（背面）：A 雌；B 雄。C-D 頭胸部（側面）：C 雌；D 雄。ナガトナミハグモ *Cybaeus kuramotoi*

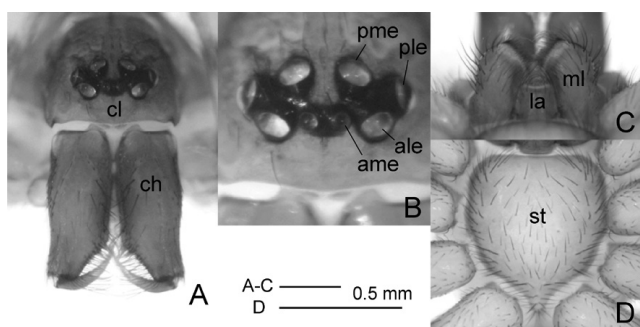


図2 眼域と胸板  
A 顔（前面），B 眼域（ocular area），C 口器（下面），D 胸部（下面）：ch 鋏角 chelicera；ame 前中眼 anterior median eye；ale 前側眼 anterior lateral eye；pme 後中眼 posterior median eye；ple 後側眼 posterior lateral eye；cl 額 clypeus；ml 顎葉 maxillary lobe；la 下唇 labium；st 胸板 sternum。ナガトナミハグモ *Cybaeus kuramotoi*，雄，山口県下関市。

が小さいのが特徴である（図3）。また、間疣（colulus）は隆起を欠き、1対の毛の列にかわっている（Komatsu 1968）。

ナミハグモ属の種は雌雄同色で、体サイズや外部形態がよく似ている。しかし、詳細に観察すると、雄は胸部が丸くて頭部が小さく見えるのに対して、雌では背甲全体が細長く見え、相対的に頭部が大きくてやや高い（図1）。また、鋏角は雄より雌のほうが太く、前方への張り出し（膝

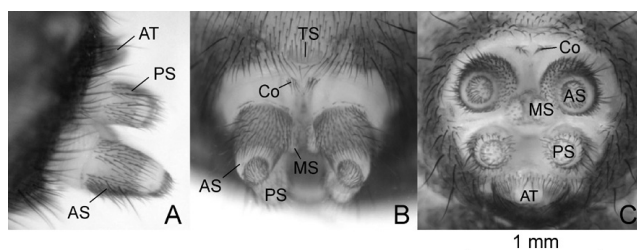


図3 ナミハグモ属の出糸突起  
出糸突起：A 左側面から；B 腹面から；C 後方から。カチドキナミハグモ *Cybaeus nipponicus*，雌，山口県山口市。  
AS 前出糸突起 anterior spinner, MS 中出糸突起 median spinner, PS 後出糸突起 posterior spinner, Co 間疣 colulus, TS 気管気門 tracheal spiracle.

状屈折 geniculate）が強い（図1）。歩脚は雌より雄のほうが長く、腹部は雌のほうが大きい。

## (2) 生殖器の形態

雄の触肢や雌の生殖器の形態の特徴は、ナミハグモ属のもっとも重要な分類形質として種の識別に用いられる。各部の名称は、おもに Ubick et al. (2005) および吉倉 (1987) にしたがった。とくに、雌の生殖器の構造については Bennett (2006) を参考にした。

雄触肢の跗節（tarsus）は成体になると移精器官になり、胚葉（cymbium）と生殖球（genital bulb）に分けられる（図4）。ナミハグモ属の胚葉の形態や脛節の長さは種によって違いがあるが、近縁種群では似ていることが多い。脛節の後側面には、先端部分または先端から全体を覆うような板状の突起（retrolateral tibial apophysis: RTA）がある。また、膝節の後側面にはさまざまな形態の突起（retrolateral patellar apophysis: PA）をもつものが多く、種の識別形質としてとくに重要である。

外雌器（epigynum）は、1つまたは2つの生殖窩（epigynal atrium）があるだけの単純な構造である。生殖器の内部構造は左右相称の器官で、交尾管（copulatory duct）・受精管（fertilization duct）と基本的には上部（head of spermatheca）・茎部（stalk of spermatheca）・基部（base of spermatheca）に区別される3対のふくらみをもつ受精嚢からなる（Komatsu 1968, Bennet 2006）（図5）。受精嚢の各部位の形状や大きさとその配置、交尾管の形態やその開口位置が、種によってそれぞれ異なっている。基本的な形態を示すカチドキナミハグモなどでは、受精嚢の3対のふくらみがそれぞれ球状に近く、その間は管（connecting duct）でつながっている（図5）。

## (3) 鋏角（chelicerae）の相対成長

ナミハグモ属の種は、背甲の形態はいずれもよく似ているが、頭部と胸部のバランスが種によってやや異なってい

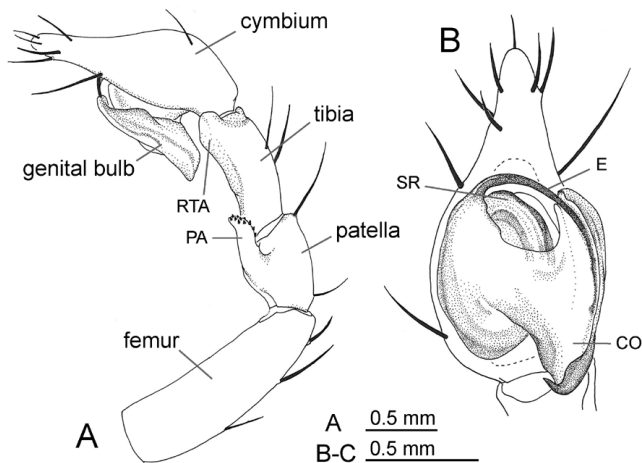


図4 ナミハグモ属の雄触肢  
A 雄の左触肢（後側面），B-C 生殖球（下面）．ミヤギナミハグモ *Cybaeus miyagiensis*，宮城県岩出山町，holotype (Ihara 2004)．

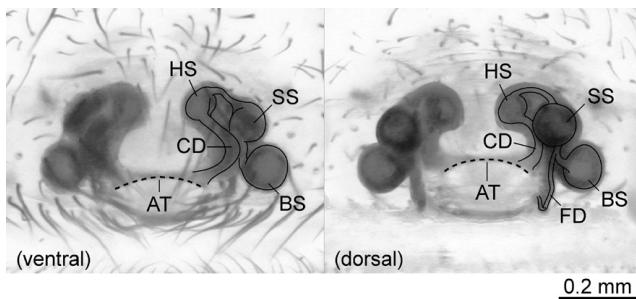


図5 ナミハグモ属の雌生殖器の基本構造  
カチドキナミハグモ *Cybaeus nipponicus*：AT 生殖窩 epigynal atrium；BS 受精嚢基部 base of spermatheca；HS 受精嚢上部 head of spermatheca；SS 受精嚢茎部 stalk of spermatheca；CD 交尾管 copulatory duct；FD 受精管 fertilization duct．

る．一般に，大型の種では頭部がより発達していることが多い．また，鋏角の基部が太く前方に張り出している（膝状屈折）のがナミハグモ属の特徴のひとつであるが，この形質は大型の種で顕著である．大型になるにつれて，鋏角の膝状屈折がより強くなるという種間相対成長がみられるようである（図6）．

## 1-2 生活史

ナミハグモ属の種は，西日本では秋に成熟し，春まで成体がみられる．中国地方の各地で成体が出現し始めるのは9月から10月で，大型のカチドキナミハグモは中型のナガトナミハグモなどよりやや早く成熟する．雌が先に成熟し，1～2週間くらい遅れて雄が成体になる．クモ目では珍しい雌先熟であることが明らかになっている．また，ナガトナミハグモの成体が見られ始める時期は，山地では早く，沿岸部では遅い傾向がある．ナガトナミハグモに近縁

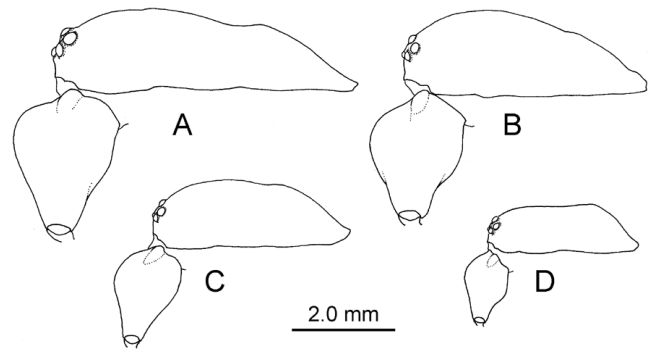


図6 背甲と鋏角  
A オオナミハグモ *Cybaeus magunus*，B カチドキナミハグモ *C. nipponicus*，C ヤマガタナミハグモ *C. yoshidai*，D ミチノクナミハグモ *C. sasaki*．A-D いずれも雌成体，側面 (Ihara 2004)

なジンセキナミハグモ *C. jinsekiensis* では，標高が高くなると早く成熟することが確認された (Ihara 2006)．同様の傾向はナミハグモ属全体にも認められ，気温の低下が成熟を促すと考えられる．西日本のナミハグモ属の種は成体越冬で，雌の体内における卵の成熟状況や幼体の出現状況から，産卵は春に行われると推測される．ジンセキナミハグモでは，野外や飼育下で越冬後の4月に産卵することが確認された．一方，気温の低い北日本や中部山地では夏から成体が出現するが，産卵時期や越冬ステージなど生活史の詳細はわかっていない．

秋に成体が出現する西日本では，成体の出現時期に小さな幼体が一緒にみられる．また，夏には体サイズの異なる2世代の幼体が生息する．このような野外での観察から，多くの種は成熟に約1年半またはそれ以上かかると考えられる．ジンセキナミハグモは体長5～7mmと比較的小さいクモであるにもかかわらず，2年1化であることが明らかになった (Ihara 2006)．また，飼育下での観察から，ジンセキナミハグモの孵化した幼体は，卵嚢のなかで1回脱皮して2齢で出囊することがわかった．ジンセキナミハグモの発育ステージをまとめると図7のようになる．出囊した2齢幼体は夏から秋に4回脱皮して，6齢幼体で越冬すると推定された．越冬後の幼体は，さらに3回脱皮して秋に成体になる．孵化してから成体になるまでに8回脱皮する．

## 2. 体サイズの違いと種多様性

### 2-1 種アセンブリ (species assembly)

ナミハグモ属の体長は3mmから15mmくらいまで大小さまざまなであり，同一の生息地には体サイズや生息環境の嗜好性が少しずつ異なる複数種が共存するのが普通である（図8）．体サイズの多様性は，ナミハグモ属の種分化とその後の同所的共存に重要な役割を果たしていると考え



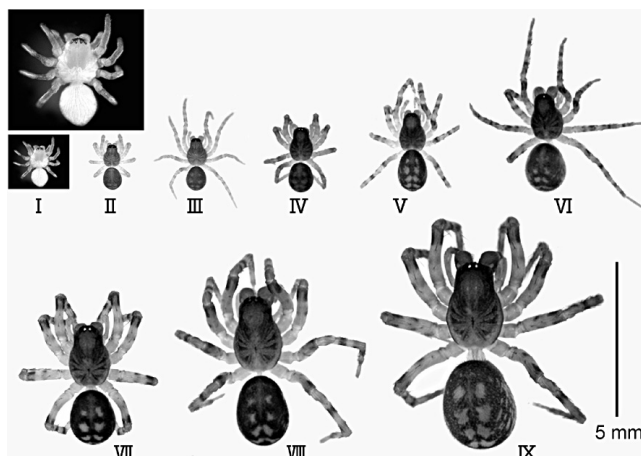


図7 ジンセキナミハグモの発育ステージ  
採集日: Stage I, 1 齢幼体 (larva), 2006 年 4 月 30 日;  
Stage II, 2 齢幼体 (nymph), 2006 年 6 月 1 日; Stage III,  
3 齢幼体 (nymph), 2006 年 7 月 15 日; Stage IV, 4 齢幼体  
(nymph), 2005 年 7 月 25 日; Stage V, 5 齢幼体 (nymph),  
2003 年 9 月 18 日; Stage VI, 6 齢幼体 (nymph), 2004 年  
4 月 30 日; Stage VII, 7 齢幼体 (nymph), 2005 年 7 月 4  
日; Stage VIII, 8 齢幼体 (penultimate), 2003 年 8 月 11 日;  
Stage IX, 成体 (adult), 2003 年 10 月 17 日



図8 広島県西部におけるナミハグモ属の種の組合せ

られる。

広島県西部の山地を例にとると、図8のように、大型のカチドキナミハグモ、中型のアキナミハグモ *C. akiensis*, 中型のナガトナミハグモ、中～小型のアキヨシナミハグモ *C. okafujii*, 小型のアキコガタナミハグモ *C. hirosimaensis* が同所的に生息する (Ihara 2003a, 井原 2007)。さらに、各サイズクラスの種は、地理的な広がりにおいて、生殖器の基本的な構造がよく似た近縁種群を構成する。このような「上種 (superspecies)」に相当するような近縁種群を、本論文では「種群」として扱い、その地理的変異や種分化の状況を整理した。

## 2-2 同一サイズクラスの種

### (1) 近似種間の体サイズの違い

地域の種アセンブリには、体サイズのよく似た複数種が含まれる場合がある。その場合には、繁殖干渉や資源利用をめぐる競争によって、交配前の生殖隔離のしくみやそれ

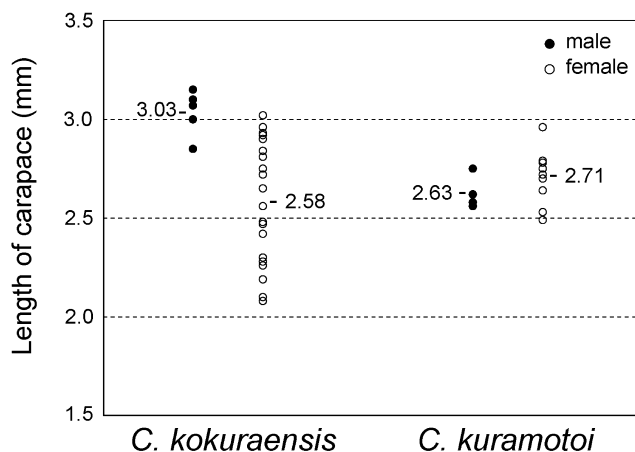


図9 北九州市における中型のナミハグモ属2種の背甲の長さ (Ihara 2007)

に起因する形質進化に影響がみられる可能性がある。

北九州市をタイプ産地として記載されたコクラナミハグモ *C. kokuraensis* は、ナガトナミハグモと同所的に分布する (Ihara 2007)。同じ場所から採集された両種の体サイズ (背甲の長さ) を図9に示した。雌では両種の間にサイズ差は認められないが、雄ではコクラナミハグモのほうがナガトナミハグモより有意に大きい。また、コクラナミハグモの雄の触肢はナガトナミハグモに比べてやや大きく、交尾器のサイズにも違いがみられる。したがって、雄の体サイズの違いは、餌資源などによる競争の結果というより、共存する2種間の生殖隔離にかかわる形質として、性選択が関与している可能性が考えられる。

### (2) 同所的に生息する近似種間の体色の変異

九州北部において、同所的に生息するナガトナミハグモとアシキタナミハグモ *C. ashikitaensis* は、体サイズにほとんど差がみられない。しかし、これらの種は体色にやや違いがみられ、アシキタナミハグモはナガトナミハグモに比べて色が淡い (図10)。このような体色の違いは、微細な生息環境の選好性の違いを反映していると考えられる。

一般に洞窟内に生息する動物は体色が淡いことが知られている。また、土壌動物の形態的特徴のひとつとして、体色の喪失があげられている。土壌動物の体色は褐色系統と白色が多く、地表に近いところに生息するものが褐色で、地中の深いところのものが白色になる傾向がある (青木 1973)。ナミハグモ属でも、淡色の種は地表より地下間隙などに適応している可能性がある。北九州市の長野岩海 (洞窟群) の調査では、ナガトナミハグモが地表に近い場所に生息するのに対して、やや淡色のアシキタナミハグモ (*C. sp.* として記録されている) は洞窟の深部から採集されている (庫本・増原 1995)。



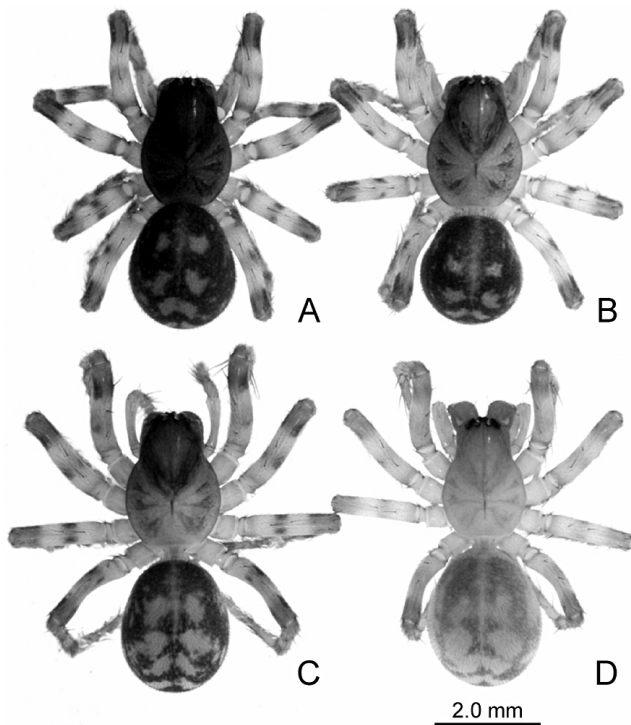


図 10 同所的に生息するナガトナミハグモとアシキタナミハグモの体色の違い

A-B ナガトナミハグモ *Cybaeus kuramotoi* (雌), C-D アシキタナミハグモ *C. ashikitaensis* (雌): 福岡県みやこ町, 7-IV-2006. (Ihara 2007).

広島県東部では、ナガトナミハグモは近縁なジンセキナミハグモと同所的に分布する。ところが、このケースでは、九州北部とは逆にナガトナミハグモのほうが淡色で、ジンセキナミハグモのほうが体色は濃い (図 11)。同所的に共存する他種との関係によって、同種内の地理的集団間で生息環境の選好性がシフトした可能性がある。

### 3. 地理的分化のパターン

#### 3-1 コガタナミハグモ種群 *hiroshimaensis*-group

コガタナミハグモ種群は体長が 3 mm くらいしかなく、西日本におけるナミハグモ属の種アセンブリのなかでもっとも小型のグループである。体色が淡く、地表よりやや土壌の深いところに生息する傾向があることや、ナガトナミハグモ種群などに比べて湿潤な環境に出現することから、採集されにくいグループである。出入り口が 3 つの住居 (Y 字型) を作ることによって特徴づけられる。

近畿地方以西の本州と九州北部に分布し、これまでに 7 記載種と 4 未記載種が確認されている。これらの 11 種の地理的分布は図 12 のとおりである。中国地方には、アキコガタナミハグモ、イワミコガタナミハグモ *C. gonokawa*, イズモコガタナミハグモ *C. tsurusakii*, ノジマコガタナミハグモ *C. nojimai*, キビコガタナミハグモ *C. okayamaensis*

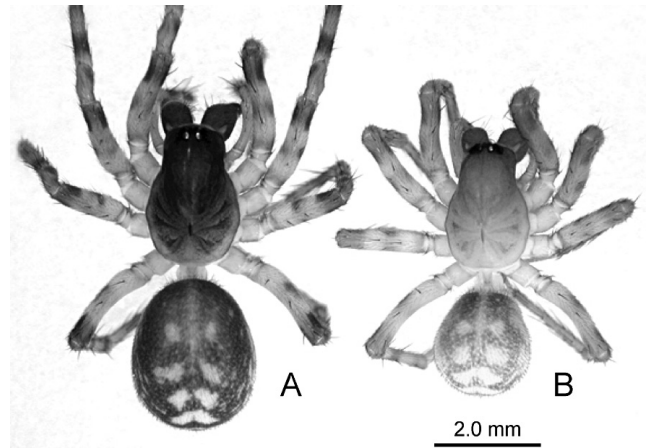


図 11 同所的に生息するジンセキナミハグモとナガトナミハグモの体色の違い

A ジンセキナミハグモ *Cybaeus jinsekensis* (雌), B ナガトナミハグモ *C. kuramotoi* (雌): 広島県神石高原町。

の 5 種が分布する (Ihara 1993)。また、琵琶湖の周りの地域にはビワナミハグモ *C. biwaensis* が分布し (Kobayashi 2006)、近畿地方からはさらに 3 未記載種が確認されている。九州では、西部からタラナミハグモ *C. taraensis* が記載され (Irie & Ono 2001)、北部には未記載種が分布する。これまでの調査では、四国や紀伊半島からは本種群の種を確認していない。それぞれの種の間には狭い分布重複域がみられる場合があるが、基本的には側所的な分布パターンを示す。

雄の触肢と雌の生殖器の内部構造は、それぞれ図 13, 14 のとおりである。雄触肢は、膝節の突起の形態だけではなく、脛節の長さや後側面の突起の形態や、指示器の先端部の形態にも種間の変異が大きい。ナガトナミハグモ種群などでも、雄触肢の膝節突起の形態が種の特徴になっているが、種間の違いはわずかであり、近縁種群内では脛節の形態は互によく似ている。コガタナミハグモ種群は、他の近縁種群に比べて、隣接して分布する近縁種間における雄触肢の形態の違いが明瞭である。さらに、雌の生殖器における種間の違いも著しく、種群の共通点が見出せないくらい変異の幅がある。外雌器には、生殖窩が大きく 1 つのもの (たとえば、図 14C のイズモコガタナミハグモなど) と、1 対の交尾管が別々に離れて生殖窩が 2 つ開口するもの (図 14J の *C. sp.* など) とがあり、受精嚢の形態もきわめて多様である。

#### 3-2 ナガトナミハグモ種群 *kuramotoi*-group

中型のナガトナミハグモ種群は、本州西部 (北陸地方～中国地方)、四国、九州北部に分布する。西日本ではもっとも普通にみられるが、もっとも激しい種分化がみられるグループである。ナガトナミハグモは、本州西部から九州

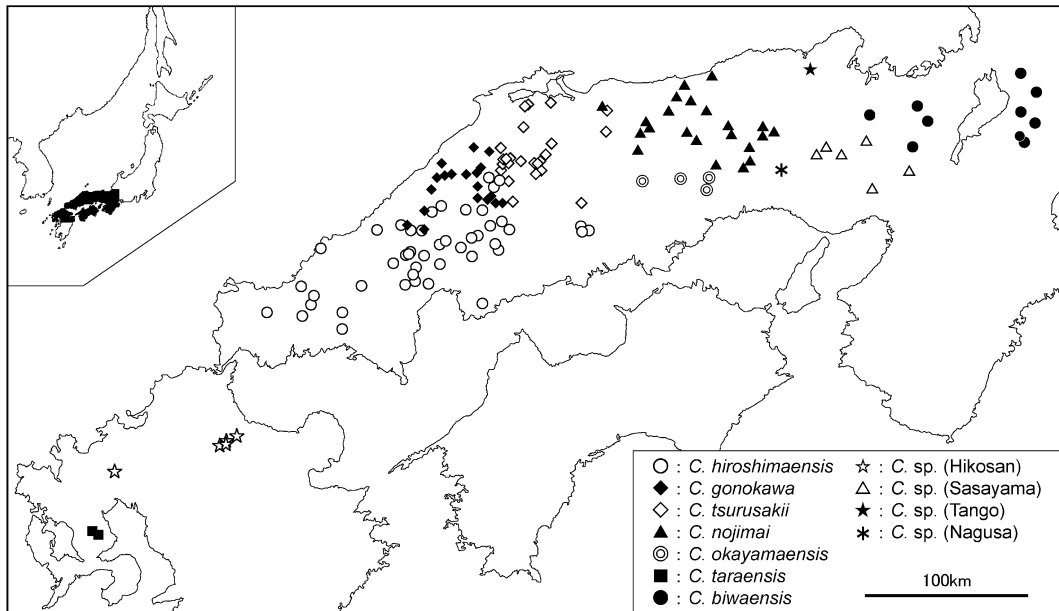


図 12 西日本におけるコガタナミハグモ種群の地理的分布

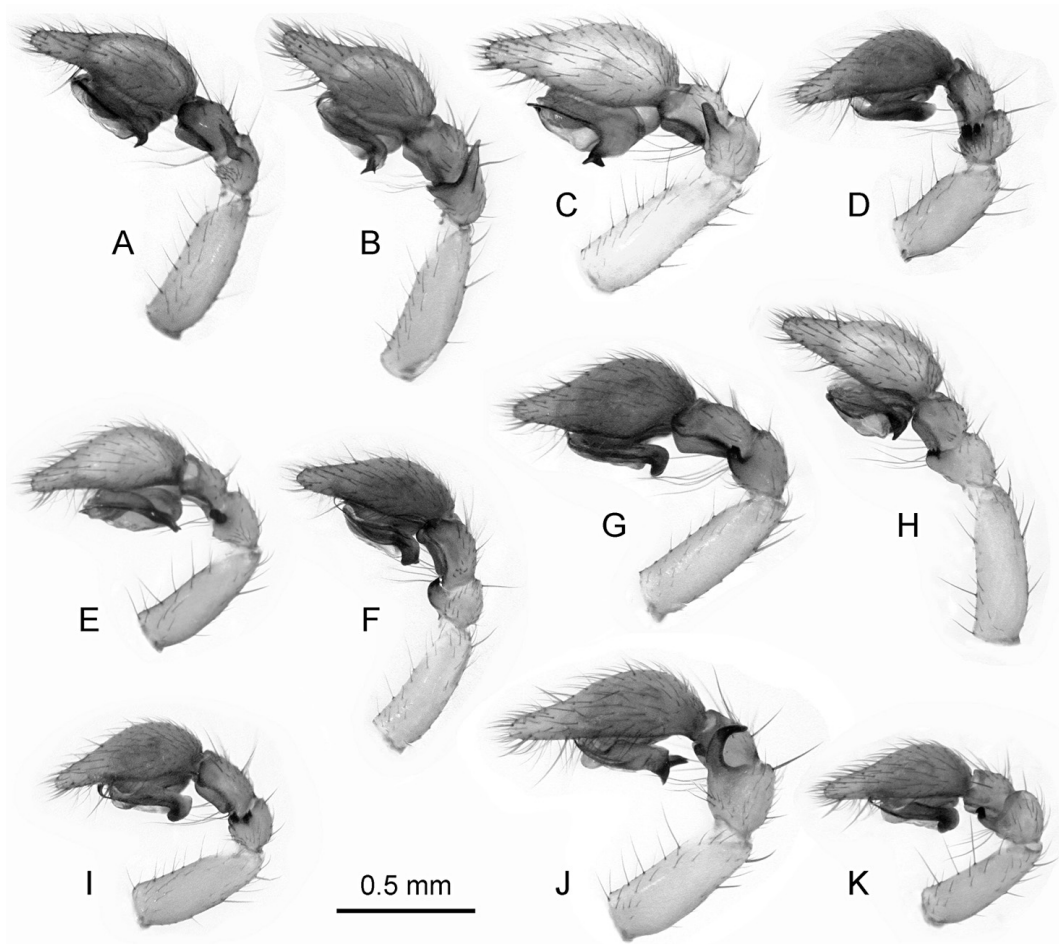


図 13 コガタナミハグモ種群における雄触肢の多様性

雄の左触肢（後側面）：A アキコガタナミハグモ *Cybaeus hirosimaensis*, 広島県廿日市市；B イワミコガタナミハグモ *C. gonokawa*, 広島県北広島町；C イズモコガタナミハグモ *C. tsurusakii*, 広島県庄原市；D ノジマコガタナミハグモ *C. nojimai*, 兵庫県宍粟市；E キビコガタナミハグモ *C. okayamaensis*, 岡山県美咲町；F タラナミハグモ *C. taraensis*, 佐賀県鹿島市；G ビワナミハグモ *C. biwaensis*, 滋賀県東近江市；H *C. sp. Hikosan*, 福岡県みやこ町；I *C. sp. Sasayama*, 兵庫県篠山市；J *C. sp. Tango*, 京都府京丹後市；K *C. sp. Nagusa*, 兵庫県福崎町。



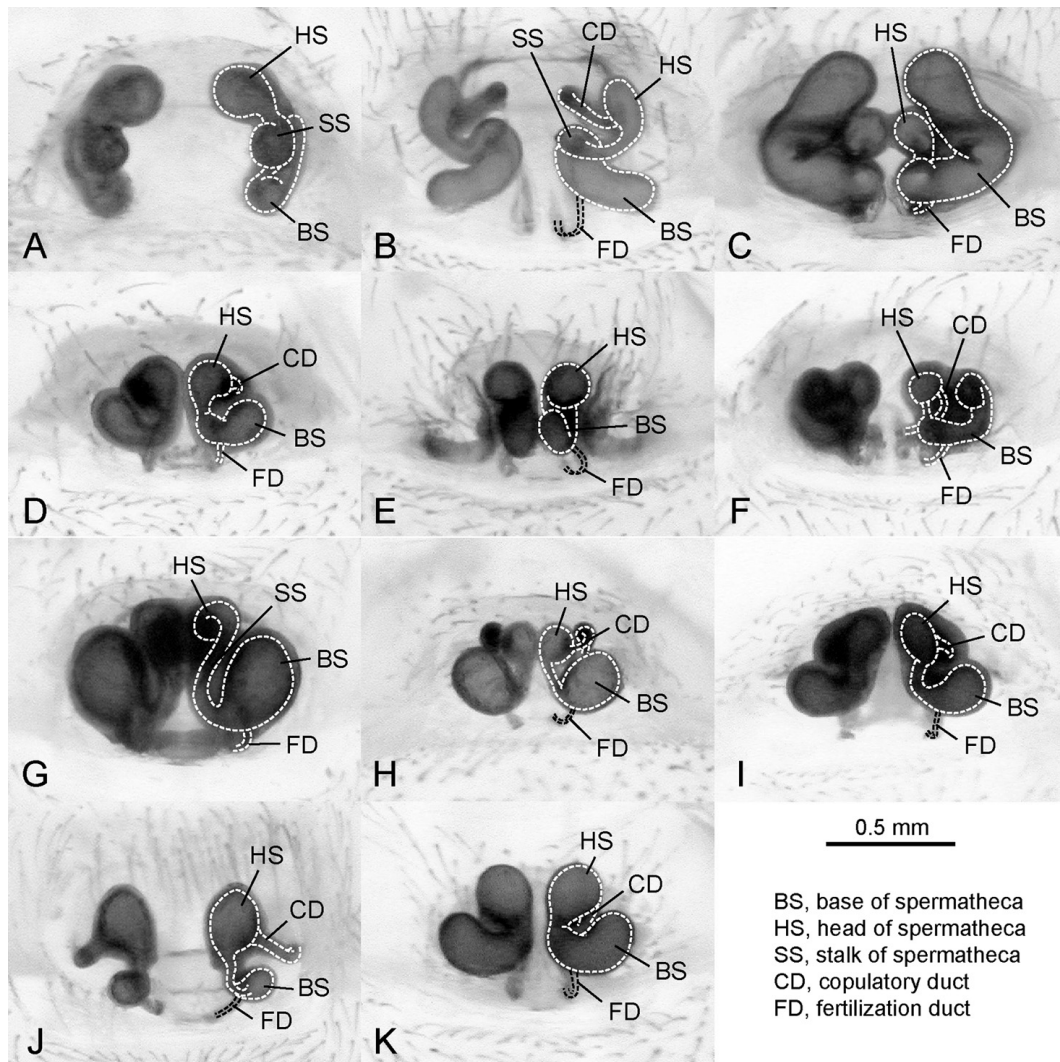


図 14 コガタナミハグモ種群における雌生殖器の内部構造の多様性

雌生殖器の内部構造（背面）：A アキコガタナミハグモ *Cybaeus hirosimaensis*, 広島県廿日市市；B イワミコガタナミハグモ *C. gonokawa*, 広島県北広島町；C イズモコガタナミハグモ *C. tsurusakii*, 広島県庄原市；D ノジマコガタナミハグモ *C. nojimai*, 兵庫県宍粟市；E キビコガタナミハグモ *C. okayamaensis*, 岡山県備前市；F タラナミハグモ *C. taraensis*, 佐賀県鹿島市；G ビワナミハグモ *C. biwaensis*, 滋賀県東近江市；H *C. sp. Hikosan*, 福岡県みやこ町；I *C. sp. Sasayama*, 兵庫県篠山市；J *C. sp. Tango*, 京都府京丹後市；K *C. sp. Nagusa*, 兵庫県福崎町。BS＝受精嚢基部，HS＝受精嚢上部，SS＝受精嚢茎部，CD＝交尾管，FD＝受精嚢

北部にかけて分布し、雄の触肢や雌の生殖器の形態にはさまざまな程度の地理的変異が認められる多型的な種である。一方、中国地方中部以東や四国では著しい地理的種分化がみられ、生殖隔離が成立していると推測される近縁種群がほぼ側所的に分布する (Ihara & Nojima 2004)。これまでに、ビッチュウナミハグモ *C. bitchuensis*、ダイセンナミハグモ *C. daisen*、ミマサカナミハグモ *C. mimasaka*、ビゼンナミハグモ *C. momotaro*、タジマナミハグモ *C. tajimaensis*、ジンセキナミハグモの6種が記載されたが、そのほかに少なくとも6種以上の未記載種が区別できる。これらの種（生殖器の形態に地理的なまとまりをもつ集団）は、隣接する集団と部分的に重複した分布域をもつため、

遺伝的に独立した生物学的な実体であるとみなすことができる。ナガトナミハグモ種群に属する各種の間では、種の特徴を示す雄触肢や雌生殖器の形態の違いは小さいものの、地理的なまとまりと明瞭な形態のギャップが認められる。

ナガトナミハグモ種群の大きな特徴は交尾栓をもつことである (Ihara & Nojima 2004, Ihara 2006)。真正クモ類の交尾栓には2種類ある。1つは外雌器を分泌物でふさぐもので、ヒメグモ科 Theridiidae・ササグモ科 Oxyopidae・タナグモ科などにみられる。もう1つは雄触肢の構造物の一部がはずれて交尾管の中に残るもので、コガネグモ科 Araneidae やヒメグモ科などにみられる (榎元 2000)。ナガトナミハグモ種群にみられる交尾栓は大きくてよく目立



ち、雄の触肢の一部に由来するが、外雌器の開口部をふさぐ(図15)。雄触肢の指示器(conductor)の先端には、種または地理的集団ごとに特異な形態をした栓子頂片(apical element of conductor)と呼ばれる付属物がみられる(図16)。それが交尾後に触肢からはずれて、交尾栓として外雌器に付着する。本種群の外雌器の開口部は深く窪んでおり、栓子頂片の発達した突起が外雌器板(epigynal

plate)の隙間に挟まって固定され、その基部で交尾口(copulatory pore)をしっかりとふさいでいる。

### 3-3 カチドキナミハグモ種群 *nipponicus*-group

#### (1) 長肢型と短肢型

大型のカチドキナミハグモは、日本産のナミハグモ属のなかでは分布域が広く、本州(東北部の一部地域を除く)・四国・九州に分布する。しかし、雄の触肢や雌の生殖器だけでなく、体色や体サイズにもさまざまな程度の地理的変異がみられる。

雄の触肢には顕著な地理的変異があり、脛節が長い集団(長肢型)と短い集団(短肢型)がいる(図17)。タイ産地を含む東日本と九州には長肢型が広く分布するが、西日本の中国地方と四国の一部には短肢型がみられる。また、長肢型と短肢型は、雄の触肢の長さが違うだけでなく、歩脚の長さや雌の生殖器の内部構造によっても区別できる。雌の生殖器の構造は、長肢型では全体的に細く、受精囊の上部(head of spermatheca)と茎部(stalk of spermatheca)をつなぐ管が長い。また、交尾管が外側に広がって、曲がっている。それに対して、短肢型は全体的にがっしりとした形態で、交尾管がまっすぐ生殖窩の前縁に開口する。中間型は、雄の触肢だけでなく雌の生殖器も中間的である(図18)。

#### (2) 部分的な種分化

中国地方西部におけるカチドキナミハグモ種群の地理的分布をみると、長肢型と短肢型の分布域が重複する地域が

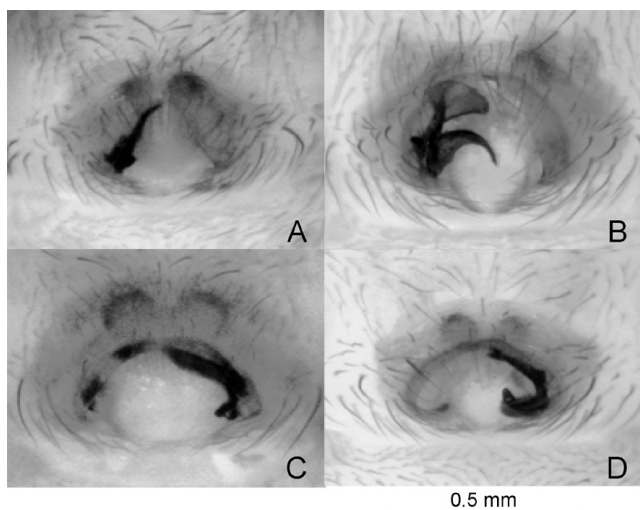


図15 ナガトナミハグモ種群にみられる交尾栓  
外雌器と交尾栓(腹面): A ナガトナミハグモ *Cybaeus kuramotoi*, 山口県長門市; B ミマサカナミハグモ *C. mimasaka*, 鳥取県智頭町; C ビゼンナミハグモ *C. momotaro*, 岡山県岡山市; D タジマナミハグモ *C. tajimaensis*, 兵庫県養父市。

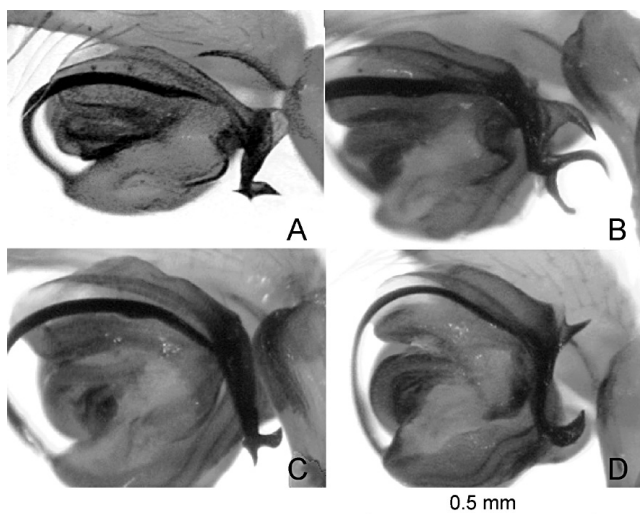


図16 ナガトナミハグモ種群の雄触肢の栓子頂片  
雄左触肢の指示器と栓子頂片: A ナガトナミハグモ *Cybaeus kuramotoi*, 山口県秋吉台; B ミマサカナミハグモ *C. mimasaka*, 鳥取県智頭町; C ビゼンナミハグモ *C. momotaro*, 岡山県総社市; D タジマナミハグモ *C. tajimaensis*, 兵庫県養父市。

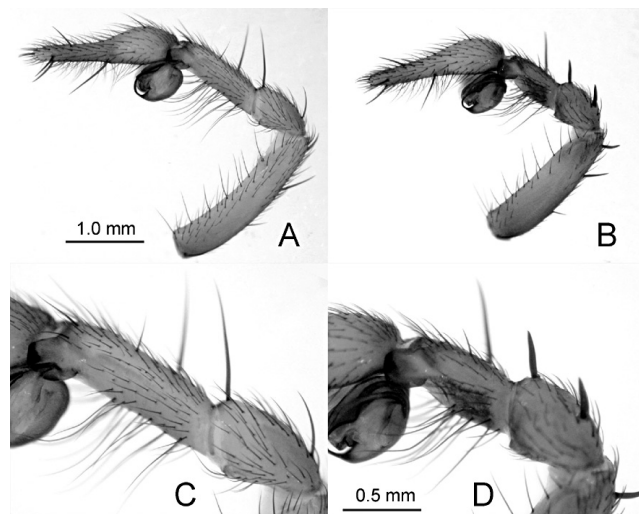


図17 長肢型と短肢型の雄触肢

A-B 雄の左触肢(後側面), C-D 脛節と膝節の刺: A, C 山梨県甲州市; B, D 広島県道後山。  
短肢型の触肢は、脛節が明らかに短いだけでなく、全体的にがっしりしている。また、膝節背面の刺の太さも異なっており、短肢型には太い刺がみられる。

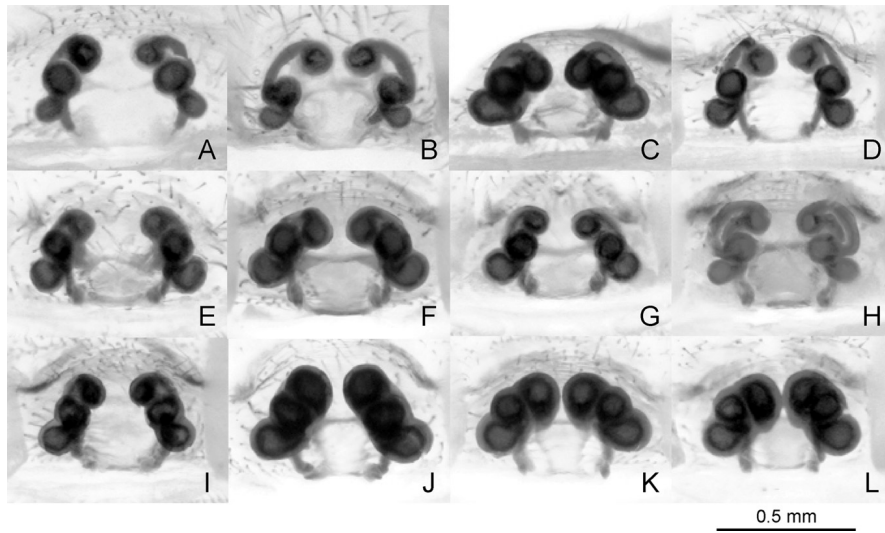


図 18 カチドキナミハグモの雌生殖器の地理的変異

A-H 長肢型：A 福島県南会津町；B 東京都文京区；C 埼玉県飯能市；D 大阪府箕面市；E 島根県吉賀町；F 愛媛県内子町；G 佐賀県脊振山；H 熊本県球磨村。I-J 中間型：I 滋賀県米原市；J 滋賀県栗東市。K-L 短肢型：K 島根県浜田市；L 香川県さぬき市。

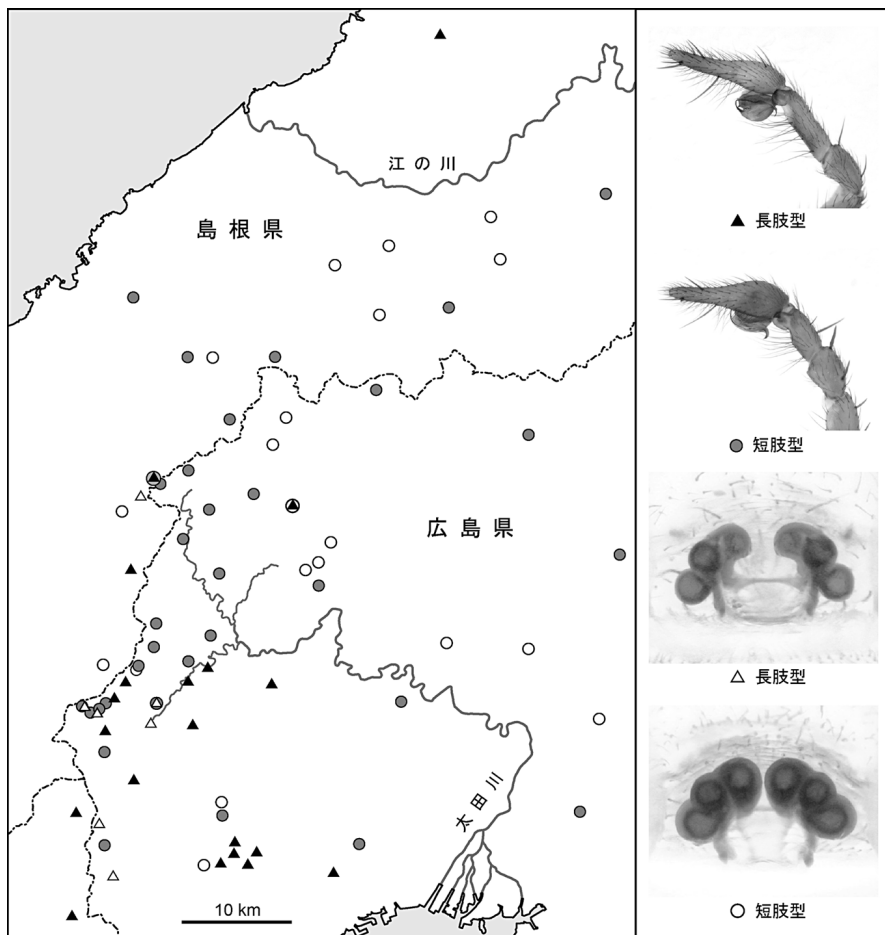


図 19 中国地方西部におけるカチドキナミハグモ 2 型の地理的分布

丸は短肢型，三角は長肢型で，白ぬきは雌だけが確認された場所。写真は，長肢型と短肢型が同所的にみられた島根県浜田市金城町の標本。

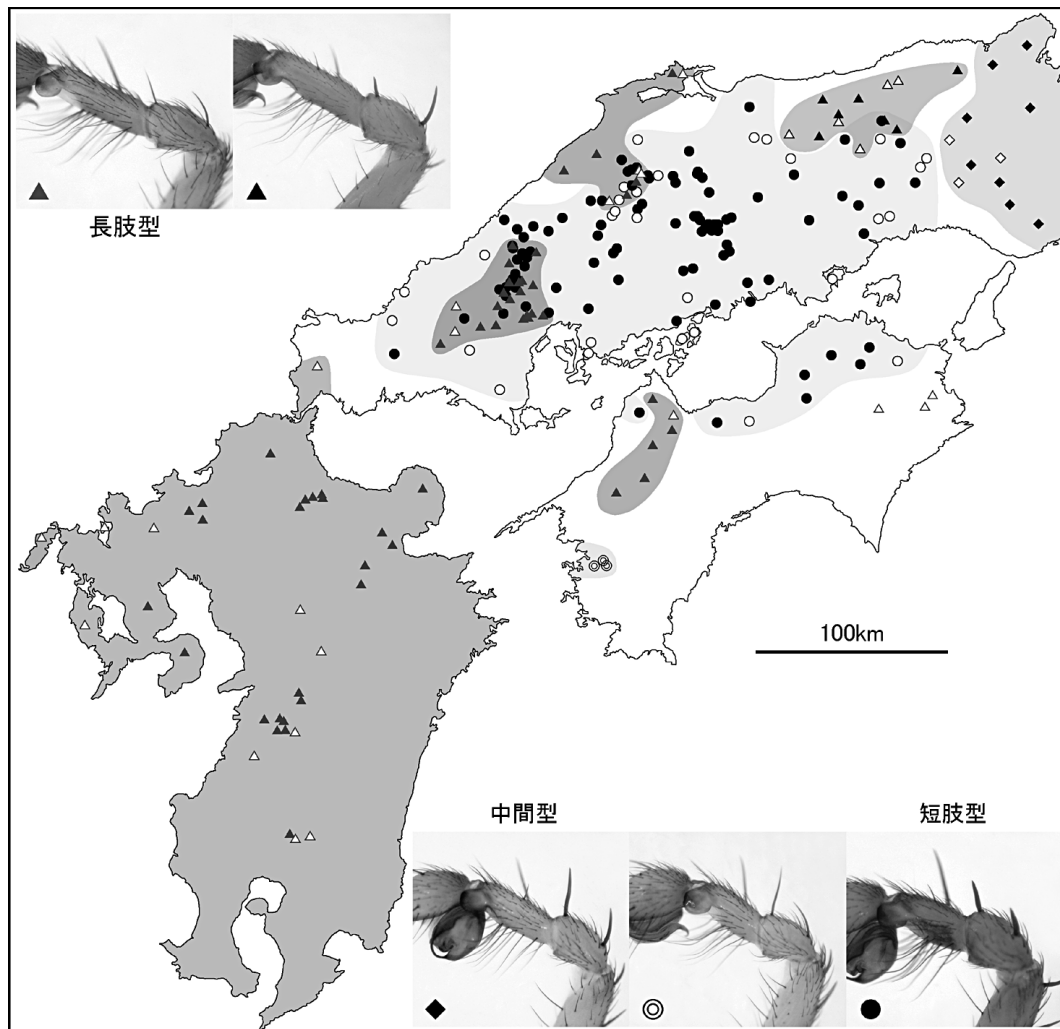


図 20 西日本におけるカチドキナミハグモの地理的変異

典型的な長肢型 (▲) は触肢の膝節の背面に細長い刺がみられるが、典型的な短肢型 (●) は太い刺をもっている。これに対して、鳥取県・岡山県北部の長肢型 (▲：脛節が長い) は膝節の背面に太い刺、愛媛県南部の短肢型 (◎：脛節が短い) には細長い刺がみられる。さらに、関西地方には、脛節の長さや膝節の刺が中間的な形態を示す集団 (◆) もいる。分布図の白抜きは雌だけが確認された場所。

ある。短肢型集団の分布域の西側にあたる広島県と島根県の西部では、両集団の分布がモザイク状になるとともに、両型が同所的に確認された生息地もある (図 19)。これらの分布重複域では、雌雄とも明瞭な 2 型が安定して出現し、これまでに交雑個体とみなせるような中間的な雄の触肢や雌の生殖器をもつ個体は確認されていない。したがって、この地域では長肢型と短肢型の間には生殖隔離が成立しており、それぞれ異なる生殖集団である可能性が高い。

ところが、中国山地の西側では 2 種としてふるまっているカチドキナミハグモであるが、分布域全域では中間的な形態をもつ地理的集団がみられ、長肢型と短肢型の 2 つの種に明瞭に区分できない。もう少し広域的にみたカチドキナミハグモ種群の分布と地理的変異は、図 20 のとおりである。中国地方と四国北部には、短肢型の集団が瀬戸内海

を挟んで分布する。一方、タイプ産地を含む東日本には長肢型が広く分布するが、短肢型の分布域を隔てて、九州には東日本と同様の長肢型が分布する。また、中国地方の一部と四国でも長肢型が確認されている。さらに、短肢型の分布域の東側には、近畿地方の中間的な形態を示す集団がみられ、東日本の長肢型につながる。

中国地方に分布する短肢型は、九州から山口県や島根県に分布する長肢型の九州集団とは、同所的に共存することから生殖隔離が成立していると考えられる。しかし、短肢型の分布域の東側では、短肢型-中間型-長肢型の東日本集団へと段階的に変異しているように見える。また、長肢型の九州集団は、体色などに地理的変異はあるものの、四国や紀伊半島の長肢型集団をへて、東日本集団へと分布域は断続的につながっている。したがって、短肢型はカチドキ



ナミハグモのなかで部分的に生殖隔離が成立した地理的集団と考えられるが、中間的な形態を示す集団を介して、全体としては1つの緩やかな種とみなせるかもしれない。地理的変異の実態は明らかになりつつあるが、それぞれの形態集団を別種とするか、あるいは同種内の地理的集団とするか、現状では分類学上の扱いは困難である。

#### 4. ナガトナミハグモ種群の異所的種分化

##### 4-1 ナガトナミハグモの地理的変異

###### (1) 雄触肢の地理的変異

ナガトナミハグモは山口県秋吉台をタイプ産地として記載され、本州西部から九州北部にかけて、ナミハグモ属としては比較的広く分布している。そのため、雄の触肢や雌の生殖器の形態にはさまざまな程度の地理的変異が認められ、形態によって区別できる地理的集団が側所的に分布する。とくに、雄触肢の膝節の突起や指示器に付属する栓子頂片の地理的変異が顕著である（図21）。これらの地理型は、後で述べるような形態変異の連続性や雌生殖器の類似性が認められることから、1つの生殖集団（同一種）であると考えられる。

###### (2) 河川を境界とした側所的分布

ナガトナミハグモにおける雄触肢の地理的変異の顕著な事例として、広島市周辺における栓子頂片の形態の分布状況を図22に示した。それぞれの地理型は、河川を境界にして側所的に分布していることがわかる。太田川の下流域では「1」と「2」の集団が河川の西と東に、中流域では「1」と「3」の集団が南と北に、支流の三篠川では「1」と「2」というように、河川の対岸に異なる形態集団が分布する。

河川の下流側では、形態集団は河川を境界に明瞭な地理型として区別できる。ところが、河川の上流域や、はっきりとした地理的障壁のない地域では、2つの地理型の間に中間的な形態の局所的集団がみられる場合がある（図22の1-2, 1-3, 1-6, 3-6）。これは、形態が異なる地理的集団の間で遺伝子交流があることを示唆する。そのため、それぞれの集団は、さまざまな程度の形態の違いがみられるものの、いずれも同種内の地理的変異であるとみなすことができる。

地形的障壁は、異所的な種分化を促進するとともに、分化した集団間の交流を妨げる役割を果たす。ナガトナミハグモにおける地形的障壁としての河川は、過去の遺伝子交流の障壁というより、移動の障壁として現在の分布の拡大

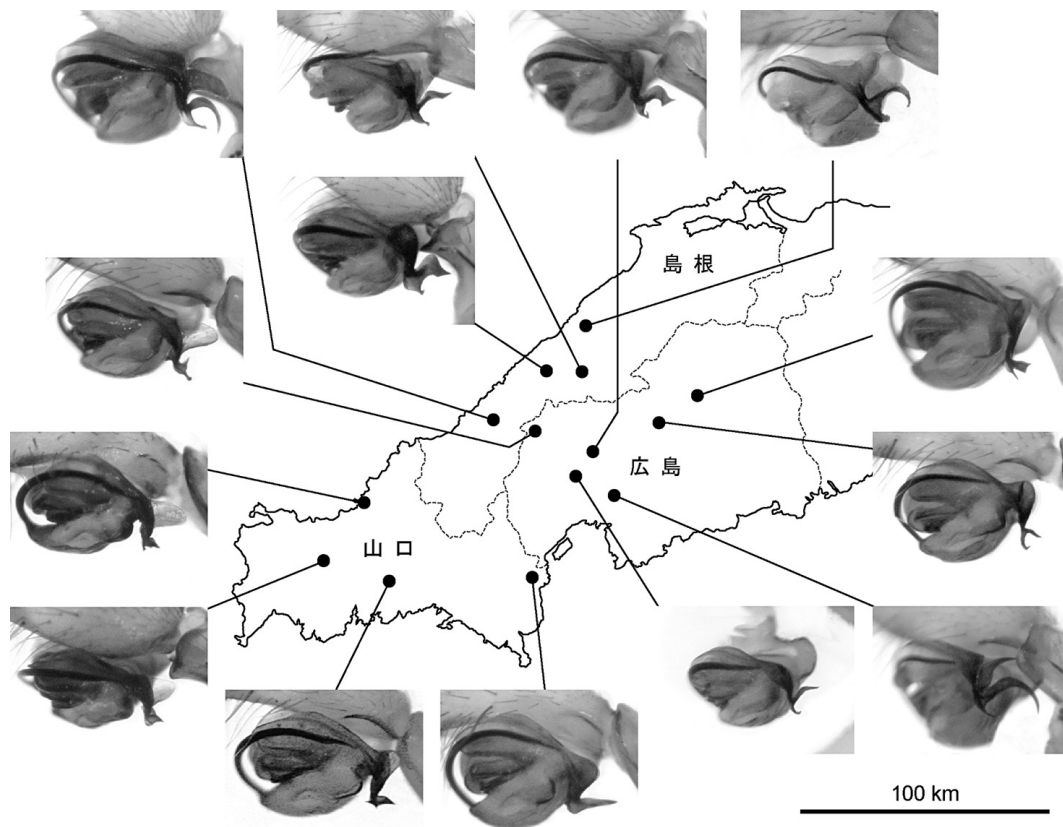


図21 ナガトナミハグモにみられる雄触肢（栓子頂片）の地理的変異

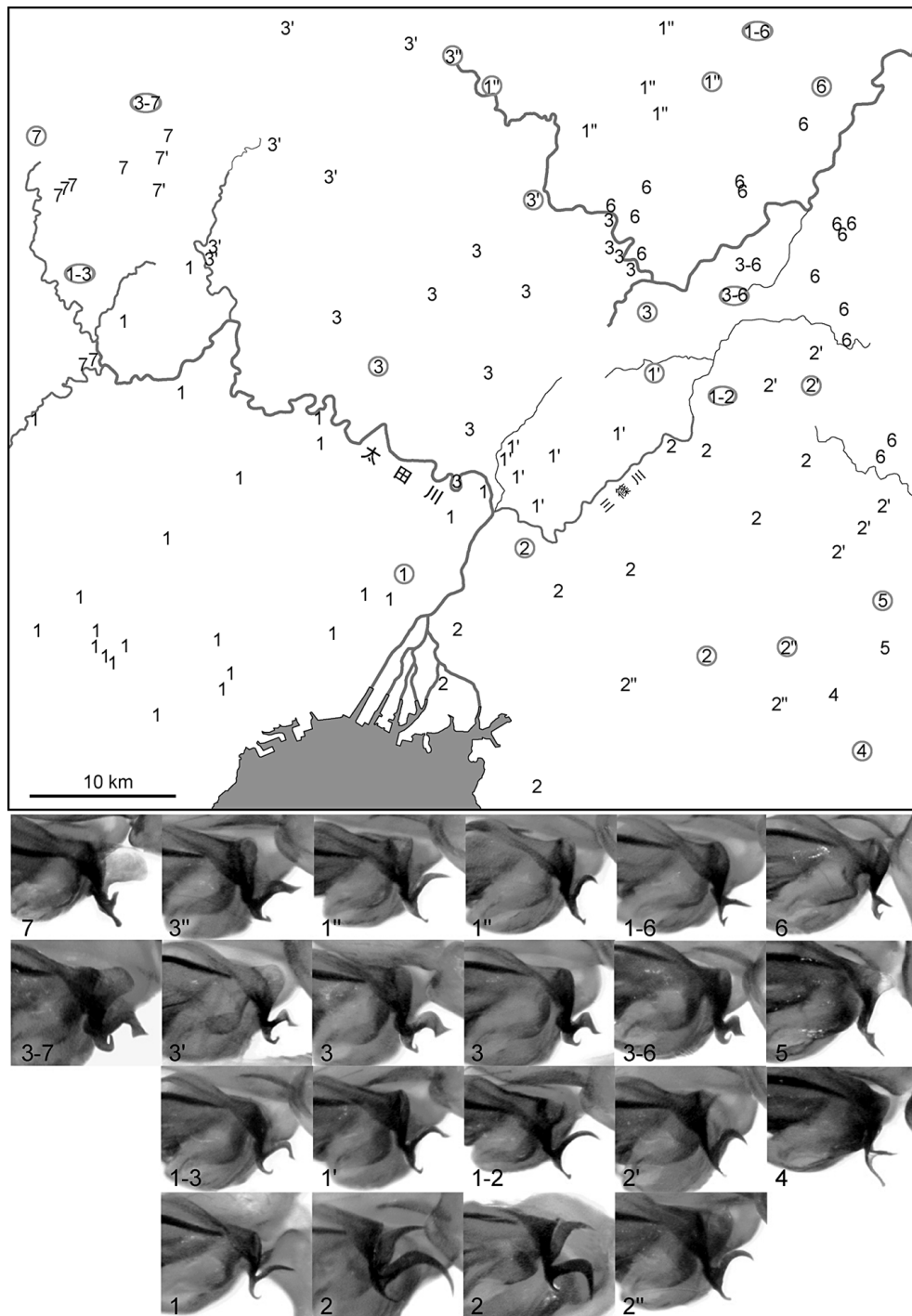


図 22 雄触肢の形態からみた広島市周辺におけるナガトミハグモの地理的変異  
写真は雄の左触肢の栓子頂片。写真の数字は分布図に対応し、分布図の丸で囲った数字の地点で採集したもの。

を制限するものだと考えられる。

### (3) 地理的変異の連続性

島根県江の川（ごうのかわ）下流域では、広島市周辺とは異なる様相がみられる。江の川下流域におけるナガトミハグモの地理的変異は図 23 のとおりである。この地域

には、雄触肢の栓子頂片に比較的大きな二叉状の突起をもつ地理的集団が分布し、その形態は地理的に細かく分化している。また、雌生殖器の形態にも集団間の違いが大きいが、その変異には地理的な連続性が認められる。

図 23 の「1」の集団は江の川下流部（島根県中部）に分布し、ナガトミハグモのタイプ産地を含む山口県西部の

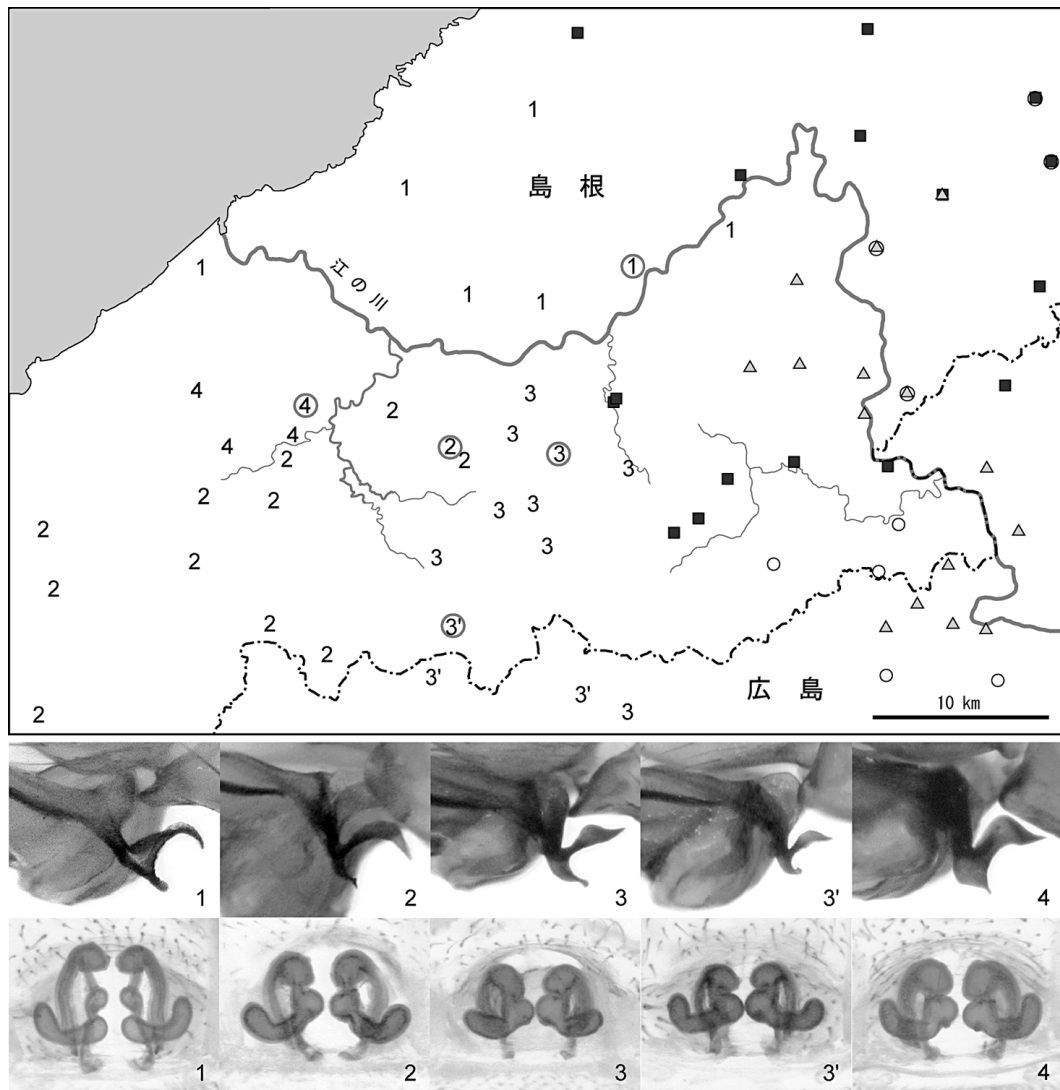


図 23 江の川下流域におけるナガトナミハグモの地理的変異  
 写真の上段は雄の左触肢の栓子頂片，下段は雌生殖器の内部構造（受精嚢）。写真の数字は分布図に対応し、丸で囲った数字の地点で採集したもの。○は1～4以外の形態をもつナガトナミハグモ，■と△はそれぞれ未記載種の分布を示す。

集団とはかなり異なってみえる。しかし、この地域の地理的集団は、雌生殖器が中間段階の形態をもつ集団を介して緩やかに移行しているため、いずれもナガトナミハグモの地理的集団と考えられる。

雄触肢の栓子頂片の形態をみると、隣接する「1」・「2」・「3」の地理型は、栓子頂片に大きな二叉状の突起をもち、それぞれよく似ている。ところが、突起の形状を細かくみると、「4」の集団は隣接する「2」の集団より「3」の集団に似ている。ナガトナミハグモの地理型は、隣接する集団で連続的に変異していることが多いが、整然と配置されているだけでなく、形態の分布が複雑に入り組んでいるケースがみられる（図 22 も参照）。

これは、地理的分化が単に集団の枝分かれによって生じただけではないことを示すと考えられる。分布域の拡大、

それにともなう集団の二次的接触と交雑による融合、分布縮小や分断に起因する形態の分化が繰り返され、複雑な分布パターンが生じたことを示唆している。複雑な分布状態は、河川などの地形的な移動障壁の存在と、過去の気候変動による森林の変遷にともなう分布域の拡大と縮小の歴史を反映すると考えられる。

#### (4) 九州における地理的変異

ナガトナミハグモの地理型は、河川などの地形的障壁を分布境界として側所的に分布する。一方では、関門海峡のような大きな地形的障壁が必ずしも種の分布境界にはなっていない。九州北部には、関門海峡を隔てて、ナガトナミハグモとみなされる集団が分布する。

山口県西部（タイプ産地の秋吉台を含む）と九州北部に



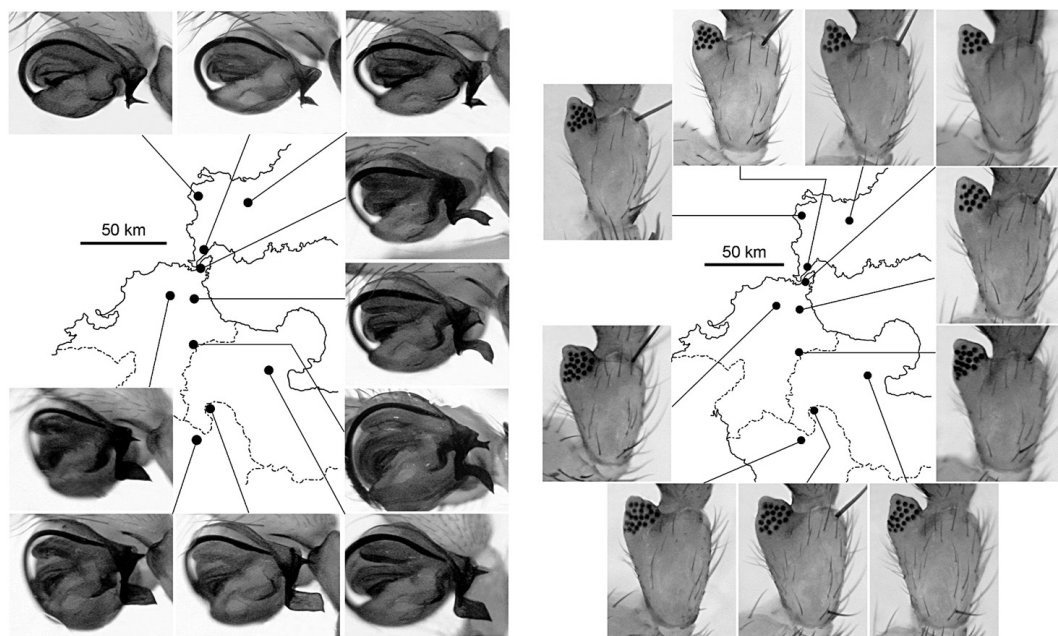


図 24 山口および九州におけるナガトミハグモの雄触肢の地理的変異  
左は栓子頂片, 右は膝節突起の変異 (Ihara 2007)

におけるナガトミハグモの雄触肢の地理的変異を図 24 に示した。雄触肢の地理的変異は、栓子頂片の形態と膝節突起の形状や小歯の数の違いに表れる。九州の集団では山口県西部に比べて、栓子頂片が大きく発達している。その境界は関門海峡であるが、九州の集団をさらに詳しくみると、微細な地理的変異が認められる。北部の集団は栓子頂片の突片が鎌形状であり、南部の集団では幅が広い板状になる。一方、膝節突起の小歯の数は、山口県の集団より九州の集団のほうが多い傾向がみられ、それにとまって突出部の幅が広がる。しかし、その地理的変異は栓子頂片の変異と一致せず、関門海峡を境界として変化していない。

また、雌にもわずかな違いであるが、地理的変異が認められる。外雌器の開口部の形態は、雄触肢の栓子頂片と同様に、関門海峡を境界にして山口県と九州の集団で異なっている。山口県の集団は開口部が後方に向けて広がっているのに対して、九州の集団では前方の幅が広くほぼ平行である。ところが、受精囊の形態には地理的変異がほとんど認められない。これは、雄の触肢や外雌器の形態に違いがみられるにもかかわらず、九州の集団をナガトミハグモと考える理由のひとつとなる。

##### (5) 環状重複 (circular overlap)

西城川と馬洗川に挟まれた三次市と庄原市の境界付近の地域では、ナガトミハグモと考えられる 2 つの地理型 (図 27: ◎島根型, ●広島東部型) が同所的に確認された。これらの 2 集団は、雄触肢や雌生殖器の形態が明らかに異なっている (図 25)。また、同所的に共存することから、

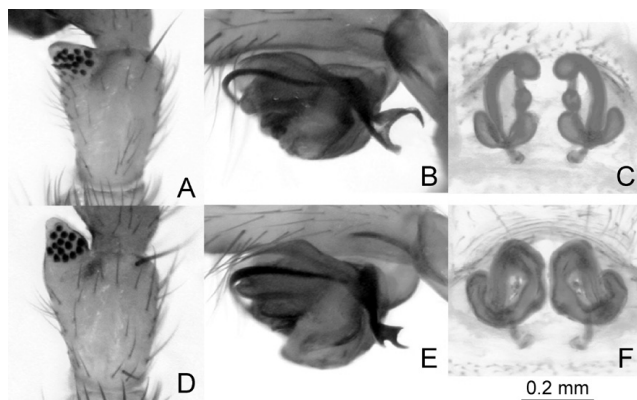


図 25 三次市後山町に同所的に分布する 2 集団の生殖器の形態

A-C は図 27 の◎, D-F は●の集団. A, D 雄左触肢の膝節 B, E 指示器と栓子頂片 C, F 雌生殖器の内部構造 (受精囊)

すでに生殖隔離の成立した別々の遺伝的集団であると推測できる。ところが、これらの 2 集団は、後述するようにいづれもナガトミハグモの地理的集団だとみなすことができる。すなわち、ナガトミハグモの分化した地理型のうち、系統的に離れた集団間で生殖隔離が発達したもので、環状重複 (これを示す種を輪状種 (ring species) という) の 1 例だと考えられる。地理的に離れた集団は隣接する集団間より強く隔離されていることが多いことから、環状重複は異所的種分化の証拠であると考えられている (フツイマ 1991)。

環状重複を示す雌生殖器の地理的変異は図 26 のとおり

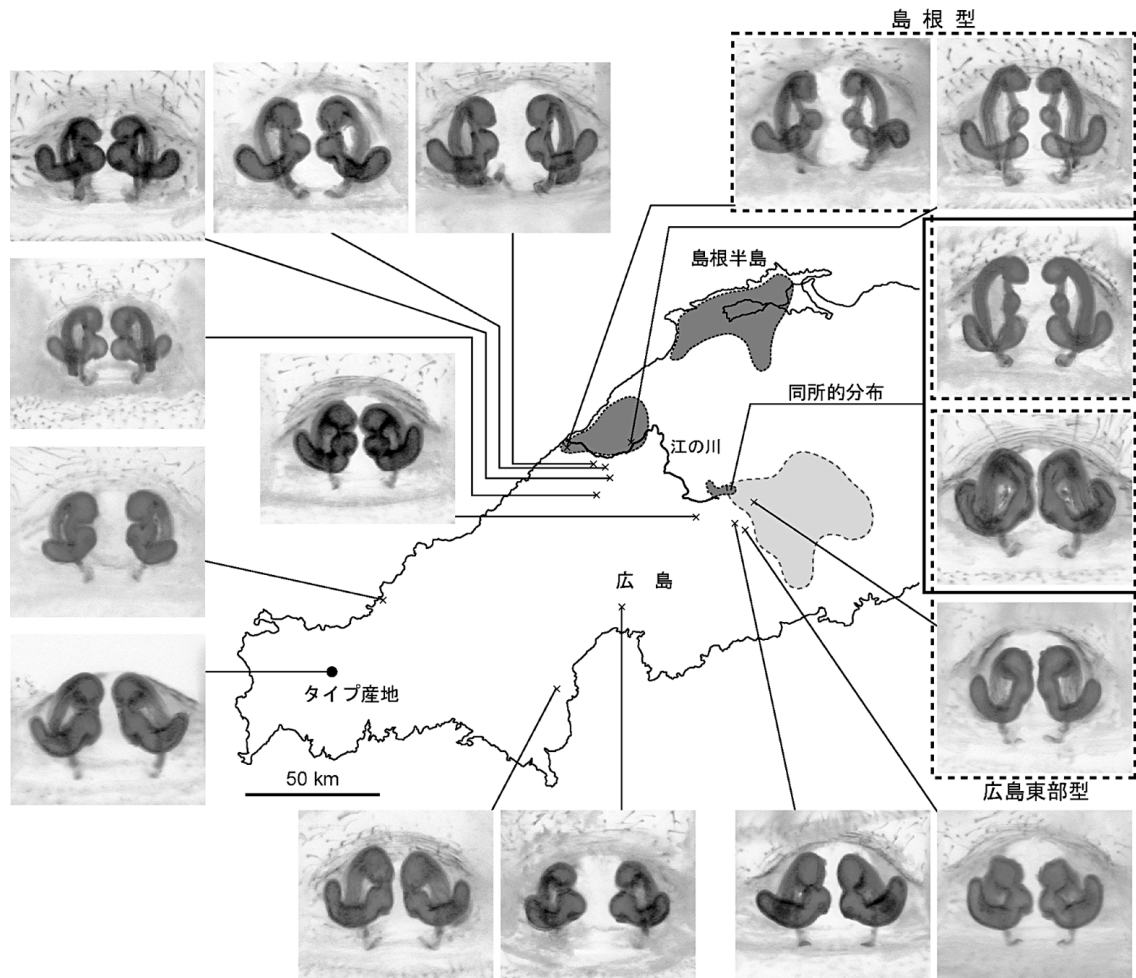


図 26 ナगतナミハグモにみられる連続的な地理的変異と環状重複

ナगतナミハグモは山口県秋吉台をタイプ産地として記載されたが、雌の生殖器（受精嚢）の形態にはさまざまな程度の地理的変異がみられる。濃いグレーの部分は「島根型」の分布域で、三次・庄原市、江の川下流域、島根半島の3つに分かれている。淡いグレーの部分は「広島東部型」の分布域である。

である。広島東部型の集団は、三次市から南東側の広島県東部に分布している（図 26 の淡いグレーの地域）。この集団の雌は生殖器の形態に特徴があり、受精嚢の上部・茎部・基部がつながって、受精嚢全体が長く伸長している。しかし、その形態には地理的変異がみられ、中間的な形態の集団を介してナगतナミハグモ（タイプ産地を含む形態集団）と変異が連続する。また、雄の触肢の形態は、周辺のナगतナミハグモの集団と大きな違いはみられない。したがって、広島東部型集団はナगतナミハグモの地理的集団の 1 つであると考えられる。

一方、島根型の集団はこの地域では三次市と庄原市の狭い範囲に限ってみられるが、同じ形態をもつ集団が島根県の江の川下流域と島根半島に離れて分布する（図 26 の濃いグレーの地域）。三次市・庄原市の島根型集団は周辺のナगतナミハグモの集団と形態のギャップがあり、広島東部型集団と同所的にみられることから、それぞれ独立した

生殖集団であると考えられる。ところが、江の川下流域に分布する島根型集団は、中間的な集団を介してナगतナミハグモと受精嚢の形態の変異が連続しているようにみえる。また、雄触肢の栓子頂片の形態も周辺の集団と共通の要素をもつ（図 23）。

つまり、三次・庄原市の島根型集団は、隣接するナगतナミハグモの地理的集団とは生殖隔離が成立しているが、同じ形態をもつ江の川下流域の島根型集団はナगतナミハグモの地理的集団のひとつとみなすことが可能である。島根県に分布するそれらの地理的集団は、山口県や広島県西部の集団を介して、広島東部型集団とつながっている。

#### 4-2 ナगतナミハグモ種群の地理的分化

##### (1) 複雑な地理的分布

ナगतナミハグモ種群では、中国地方西部から九州北部にかけてナगतナミハグモが比較的広く分布するのに対し

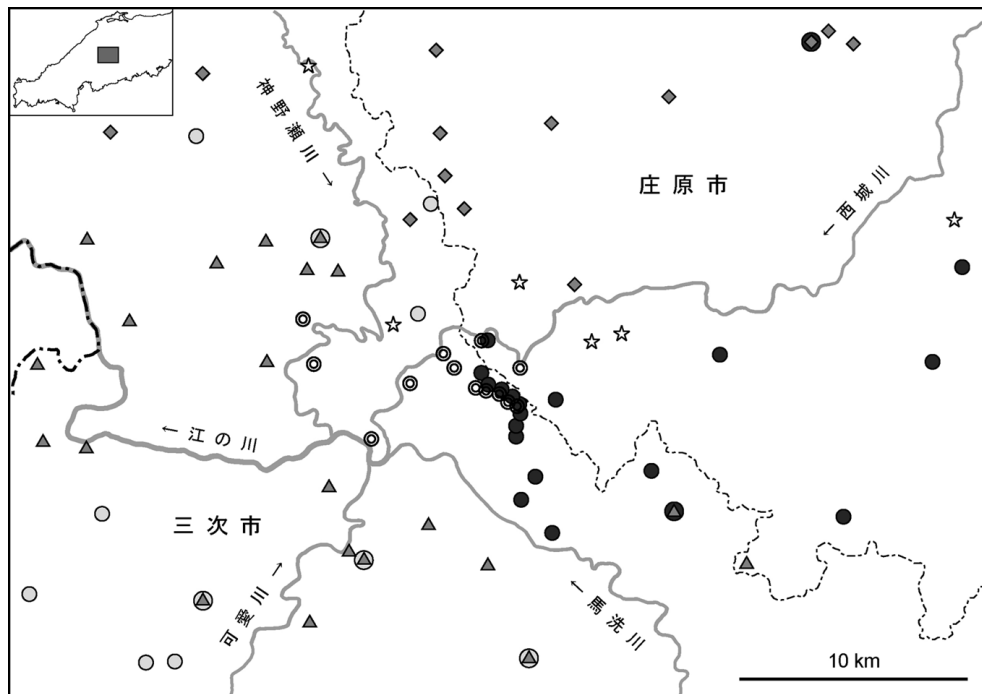


図 27 広島県三次市および庄原市におけるナガトナミハグモ種群の地理的分布  
丸印はナガトナミハグモ *Cybaeus kuramotoi* の地理型、☆ジンセキナミハグモ *C. jinsekiensis*、◆*C. sp. Takano*、▲*C. sp. Gonokawa*。

て、中国地方中部以東や四国では著しい地理的種分化がみられる。それらの近縁種群はほぼ側所的に分布するが、分布域が部分的に重複しているため、生殖隔離が成立しているとみなされる。また、近縁種間の側所的分布には、地理的分化だけではなく、種間相互作用のような生態学的要因が影響している可能性がある。

三次市は広島県中部の中国山地脊梁の南側に位置するが、江の川はその脊梁部を縫って山陰側に流れている。また、その支流の可愛川・馬洗川・西城川・神野瀬川が三次盆地で合流するため、谷の入り組んだ複雑な地形が形成されている。そのため、この地域ではナガトナミハグモの近縁種群が複雑な分布状況を示し(図 27)、複数の地理型を含むナガトナミハグモ(図 27 の丸印)とジンセキナミハグモ(☆)のほか、*C. sp. Takano* (◆)と *C. sp. Gonokawa* (▲)の 2 種の未記載種(図 28)が分布する。

ジンセキナミハグモと 2 種の未記載種の分布は、それぞれほぼ側所的である。西城川と神野瀬川沿いの地域からジンセキナミハグモが、これらの河川に挟まれた地域から未記載種 *C. sp. Takano* が確認されている。両種の分布域の南西側には未記載種 *C. sp. Gonokawa* が分布する。一方、ナガトナミハグモとみなされる地理的集団はこれらの種と分布が重複し、比較的広い範囲で同所的に確認されている。

## (2) 周縁的種分化

ナガトナミハグモは、さまざまな程度の地理的変異が認

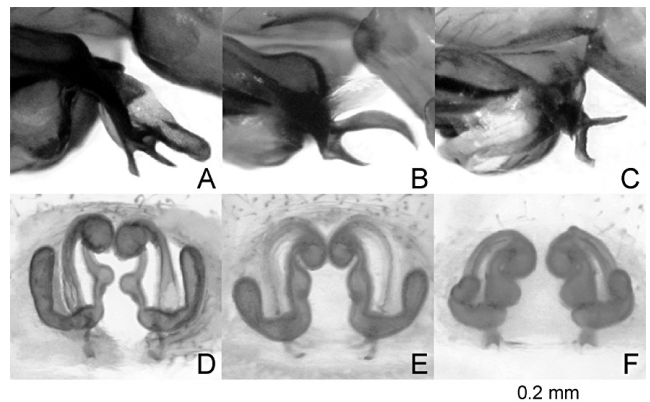


図 28 広島県三次市と庄原市周辺に分布するナガトナミハグモ種群の生殖器  
A-C 雄左触肢の指示器と栓子頂片、D-F 雌生殖器の内部構造(受精囊): A, D ジンセキナミハグモ *Cybaeus jinsekiensis* (☆)、広島県神石高原町; B, E *C. sp. Gonokawa* (▲)、広島県安芸高田市; C, F *C. sp. Takano* (◆)、広島県庄原市。

められる多型的な種である。一方、ナガトナミハグモ種群の 1 つの種はナガトナミハグモの 1 つの地理型に相当するような狭い分布域をもつため、その祖先集団から隔離された小集団に由来すると考えられる。

広島県中部から島根県にかけてナガトナミハグモと同所的に分布する未記載種 *C. sp. Gonokawa* の分布状況を図 29 に示した。この未記載種は雄触肢の指示器に二叉状の突起



が発達した栓子頂片をもつ。一方、ナガトナミハグモは雄触肢の栓子頂片に著しい地理的変異を示し（図 21）、タイプ産地を含む山口県の集団が小さい突起の栓子頂片をもつ。これに対して、広島県西部や島根県西部の集団ではさまざまな程度に発達した二叉状の突起をもつ栓子頂片がみられる。とくに、未記載種とその分布域の南側に隣接するナガトナミハグモの地理的集団とは栓子頂片の形態がよく似ている。したがって、この未記載種は二叉状の栓子頂片を発達させたナガトナミハグモ（祖先集団）の地理的集団に由来すると考えられる。

また、この未記載種は、形態のよく似たナガトナミハグモの地理的集団（●：二叉状の突起が発達した栓子頂片をもつ）とは分布が側所的であるが、比較的形態の異なる集団（○：突起が小さい栓子頂片をもつ）とは広く同所的に分布する（図 29）。二叉状の栓子頂片を発達させたナガトナミハグモから分化したとすると、大きな二叉状突起をもつ類似した集団（●）は小さい突起をもつ集団（○）より近縁であると考えられる。その場合には、未記載種と大きな二叉状突起をもつ集団の間ではまだ交配前生殖隔離が不完全で、繁殖干渉によって分布が側所的になった可能性が考えられる。一方、より系統関係の離れた集団とはすでに交配前生殖隔離が発達しているため、同所的に分

布することができるのかもしれない。

### (3) 遺存的な隔離分布

ナガトナミハグモ種群の各種は地理的にまとまった地域に分布し、他の種とは異所的または側所的に分布することが多い。しかし、中国地方中部の比婆山・猿政山・船通山（せんつうざん）といった標高 1000 m を超える山と、広島県神石高原町と岡山県高梁市備中町の一部地域に隔離分布する集団がみられる（図 30, ★）。生息地のひとつである船通山は、島根県と鳥取県の県境に位置する標高 1142 m の山である。山麓と周辺地域にはジンセキナミハグモが分布し、標高 800 m 以上の森林には未記載種 *C. sp. Hibayama* が生息する。

本種は、雄触肢や雌生殖器の形態から、ナガトナミハグモの近縁種群であるとみなされる。また、山地部を中心にして一部の地域に分布が限られていること、ナガトナミハグモ種群の共有派生形質と考えられる交尾栓があまり発達していないことから、遺存的な種であると推測される。

### (4) 分布の拡大

ナガトナミハグモの地理型やナガトナミハグモ種群の種は地理的にまとまった分布域をもち、河川を分布境界とし

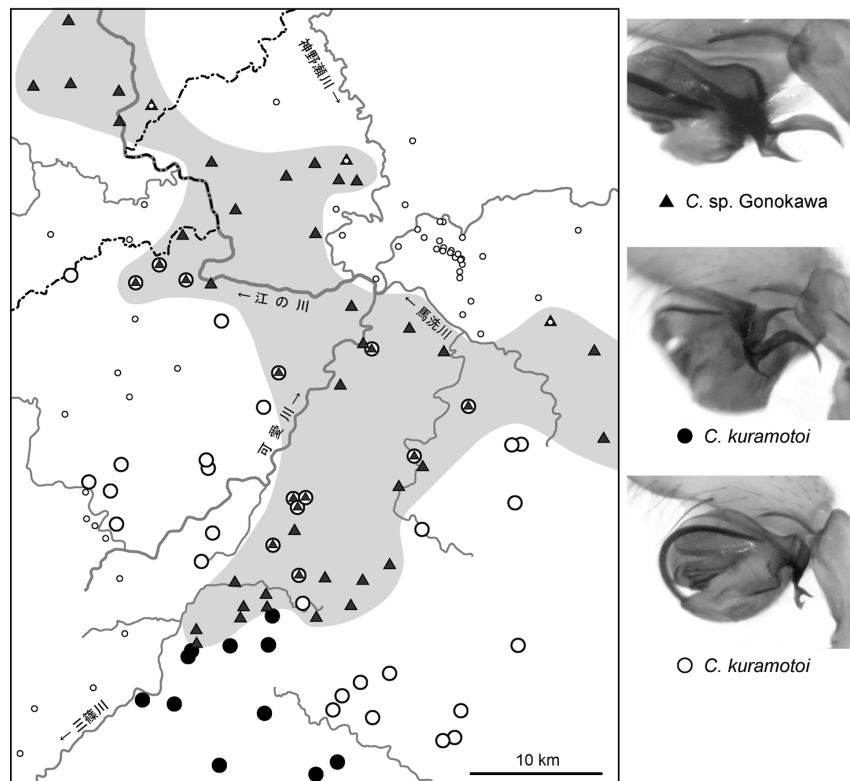


図 29 広島県中部における未記載種とナガトナミハグモの形態集団の地理的分布

▲は未記載種 *Cybaeus* sp. Gonokawa. 丸印はナガトナミハグモ *C. kuramotoi* で、●と○はそれぞれ雄の触肢の形態によって特徴づけられる地理的集団を示す。小さい丸は、ナガトナミハグモのうち写真以外の形態をもつ集団。

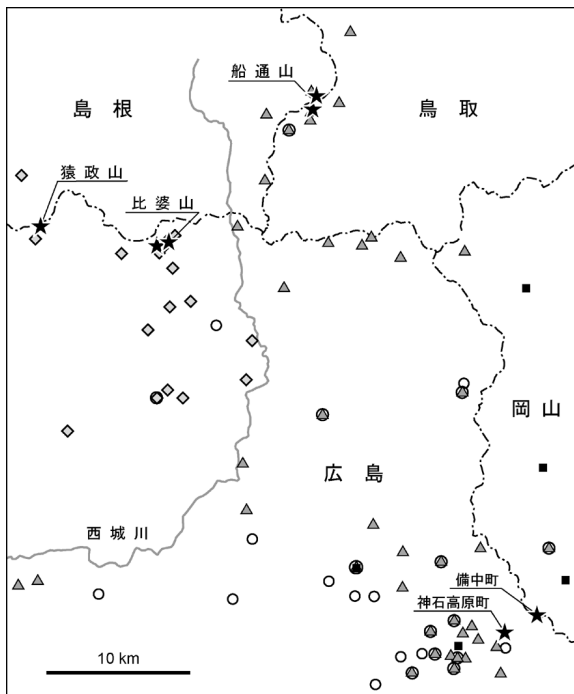


図 30 中国山地における未記載種 (*Cybaeus* sp. Hibayama) の隔離分布

★*C. sp. Hibayama*, ○ナガトナミハグモ *C. kuramotoi*, △ジンセキナミハグモ *C. jinsekiensis*, ◆*C. sp. Takano*, ■*C. sp. Gonokawa*.

て側所的に分布するケースがよくみられる。河川は、地形的障壁として地理的集団の分布を制限する。一方、河川は移動の障壁となるだけでなく、分布域を拡大させる役割も果たしてきたと考えられる。

広島県中部から島根県中部の江の川流域で確認されている未記載種 *C. sp. Gonokawa* は、江の川水系の支流である可愛川と馬洗川にはさまれた地域と、これらの合流した江の川沿いの地域に細長い分布域をもつ (図 29)。形態の地理的分布から、広島県中部でナガトナミハグモから分化し、江の川に沿って下流域に分布を拡大した可能性がある。この未記載種は雄触肢の指示器に二叉状の突起が発達した栓子頂片をもち、広島県中部にも同様の栓子頂片をもつナガトナミハグモの地理的集団がにられることが、その可能性を示唆している。

また、中国地方中部に分布するジンセキナミハグモは、中国山地で分化し、河川に沿って分布域を拡大した可能性が考えられる。ジンセキナミハグモは広島・岡山・鳥取・島根県の接する地域にまとまった分布域をもつが、江の川水系の西城川と神野瀬川に沿った地域、旭川中流域、日野川や伯太川の下流域などに離れた分布域がみられる (図 31)。中国山地で隔離された集団が分化し、河川に沿って分布を拡大したと仮定すると、このような分布状況を説明しやすい。

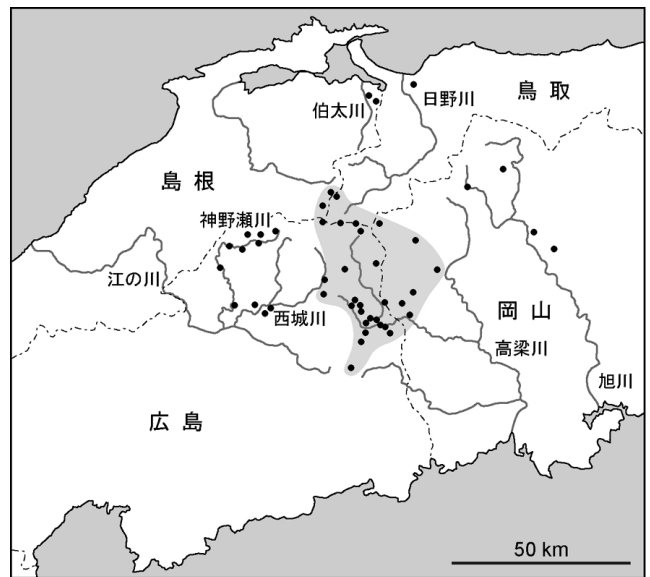


図 31 ジンセキナミハグモの地理的分布

ナミハグモ属は森林性で乾燥した環境に生息できず、河川に沿って生息に適した森林が連続して分布しているため、河川沿いに分布域が形成されたと考えることができる。さらに、歩行による自力の移動分散以外にも、河川を流下することによって分布域を拡大した可能性は十分に考えられる。歩行性昆虫類のミカワオサムシ *Carabus arrowianus* (コウチュウ目) では、増水によって河川を下り離れた海岸に流れ着いた個体が採集された事例がある (久保田ほか 2004)。ナミハグモ属の分布域の拡大においても、川沿いの森林に生息していた個体が洪水などの際に河川を流下し、下流域に分布を拡大したかもしれない。秋に交尾して春に産卵するナガトナミハグモ種群の種では、雌が単独で流下しても受精卵を産卵することができる時期が約半年間あることになるため、流下した個体が繁殖できる可能性が高くなると考えられる。

## 5. カチドキナミハグモ種群の体サイズの分化と種分化

### 5-1 種の組み合わせ

局所的な種多様性は、異所的な種分化だけでなく、その後の近縁種の同所的共存によっても増大する (曾田ほか 2002)。各地域におけるナミハグモ属の種アセンブリは、体サイズの異なる複数種から構成される。九州北部から中国地方では、大型のカチドキナミハグモは中型のナガトナミハグモの近縁種群と同所的に生息している。ところが、ナガトナミハグモ種群のいない近畿地方では、それにかわってカチドキナミハグモによく似た中型の集団が分布する (図 32)。この中型の集団は大型のカチドキナミハグモと同所的に出現し、その生殖器は大型のカチドキナミハグモ

の相似形であり、その形態からは両者はほとんど区別ができない(図33)。

しかし、相似形の生殖器をもつこれらの同所的集団は、体サイズや生殖器サイズの違いが明瞭であり、微細な生息環境の選好性も異なるようである。さらに、それぞれの地域における同所的な集団の組み合わせでは、体色(褐色型と黄褐色型)や生殖器の形態(脛節の長さ)が異なる場合が多い。例えば、滋賀県南部では図34のように、大型のカチドキナミハグモは体色が褐色型であるのに対して、中型の集団は黄褐色型である。したがって、それぞれの地域では体サイズの異なる2集団の間に生殖隔離が確立しており、中型の集団とカチドキナミハグモとは別種であると考えられる。

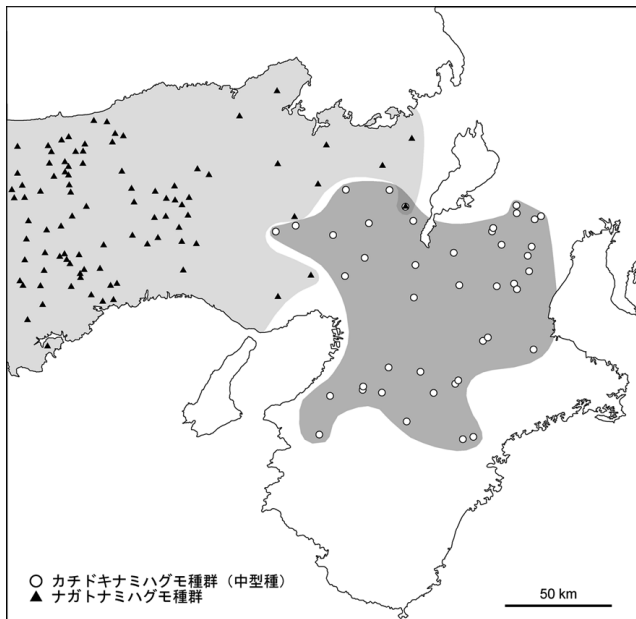


図32 カチドキナミハグモ種群中型種とナガトナミハグモ種群の分布

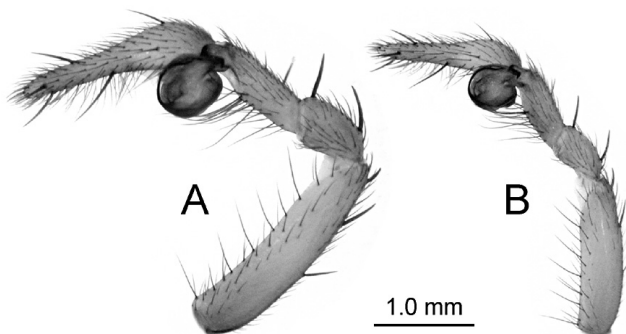


図33 同所的に共存するカチドキナミハグモ種群(滋賀県栗東市)  
A カチドキナミハグモ *Cybaeus nipponicus*, B *C. sp.* 中型種:雄の左触肢(後側面)。

## 5-2 体サイズの分化と種分化

大型のカチドキナミハグモと近縁な中型種の分布を図35に、それぞれの調査地点における採集個体の体サイズ(背甲の長さ)を図36に示した。大型のカチドキナミハグモは本州・四国・九州に広く分布するのに対して、中型種は近畿地方の一部に限って分布している。

ナミハグモ属では、生殖器形態の著しい多様化をともなう異所的種分化が、一般的な種分化様式だと考えられる。ところが、カチドキナミハグモ種群では、生殖器の形態がほとんど変化せず、体サイズの分化が種分化に大きな役割を果たしていると考えられる。体サイズの多様化は異所的種分化の副産物であるというだけではなく、分化した種間の二次的接触では繁殖干渉や資源利用をめぐる競争の回避に役立つかもしれない。とくに、体サイズ(生殖器サイズ)が異なる種間では交尾がうまく行われな可能性が高く、現在の種間のサイズ差は交配前の生殖隔離に有効に働いていると予想される。また、カチドキナミハグモ種群の種分化は異所的に起きた可能性が高いが、種間相互作用を介した選択によって進化的な体サイズの調節(size adjustment)が生じたと考えられる。

カチドキナミハグモは背甲長が4 mmを超えるものが多く、中型種は概ね3~4 mmくらいである。しかし、体サイズや生殖器サイズの違いは同所的な集団間では明らかに認められるが、異なる地域の集団間にはサイズの重複がみられることがある。滋賀県や三重県など(図35-36, 14~28)の中型種の大きな個体は、中型種のいない兵庫県(図35-36, 1~4)や北陸地方など(図35-36, 31~35)に生息する大型のカチドキナミハグモの小さい個体より大型である。また、ナガトナミハグモ種群と同所的に共存する中国地方や兵庫県のカチドキナミハグモ(図35-36, 1~2)に比べて、近畿地方のカチドキナミハグモ(図35-36, 6~24)では体サイズが大きい傾向がみられる。これは、共存するカチドキナミハグモ種群の中型種が、ナガトナミハグモ種群に比べて大きいことに関係するかもしれない。交配後隔離が完全であっても交配前隔離が不完全であれば、繁殖干渉を避けるため形質置換(character displacement)が起きる場合があると考えられる。カチドキナミハグモの体サイズは、共存する他種の影響を受けて変化している可能性がある。カチドキナミハグモ種群の中型種がいない北陸地方などでは、カチドキナミハグモが小さい傾向があることも、この可能性を示唆している。

以上のように、大型のカチドキナミハグモと中型の集団は別々の生殖集団(別種)であるとみなされるが、異なる地域間では体サイズの逆転が起きてしまう場合があり、同定は困難になるだろう。



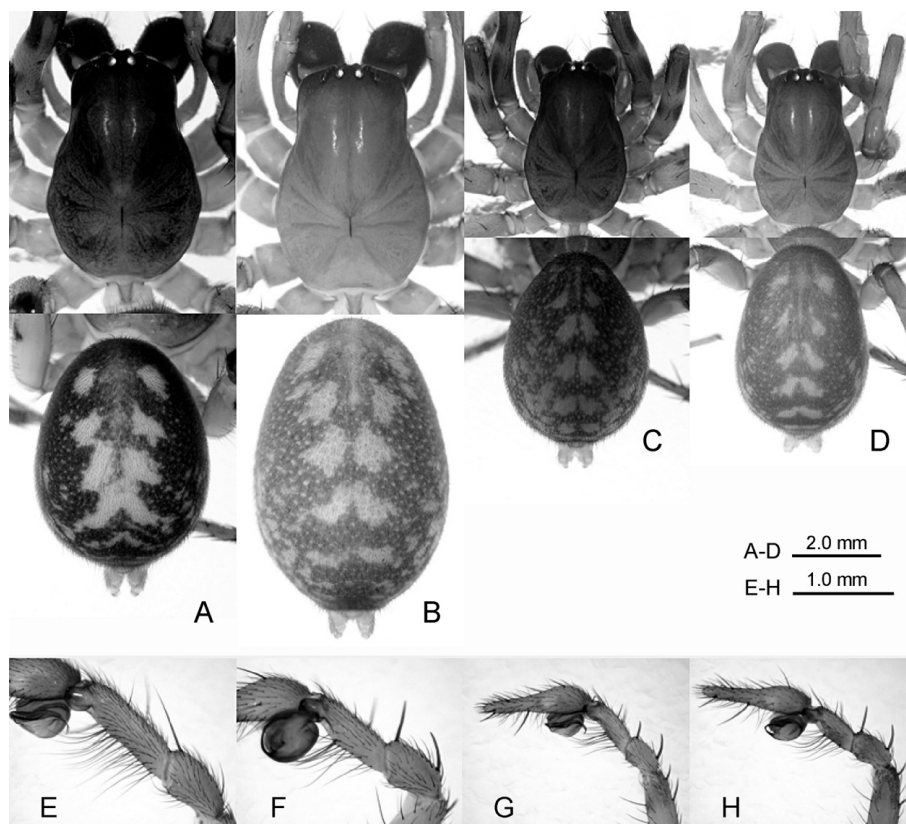


図 34 カチドキナミハグモ種群における体サイズ・体色・雄触肢の変異

A-D 体サイズ・体色：A 大型・褐色型；B 大型・黄褐色型；C 中型・褐色型；D 中型・黄褐色型。E-H 雄触肢：E 大型・長肢型；F 大型・中間型；G 中型・長肢型；H 中型・短肢型。A 滋賀県栗東市，B 大阪府箕面，C 兵庫県篠山市，D 滋賀県栗東市，E 三重県芸濃町，F 滋賀県栗東町，G 京都府京都市，H 奈良県五條市。

## 6. 生物地理学的考察

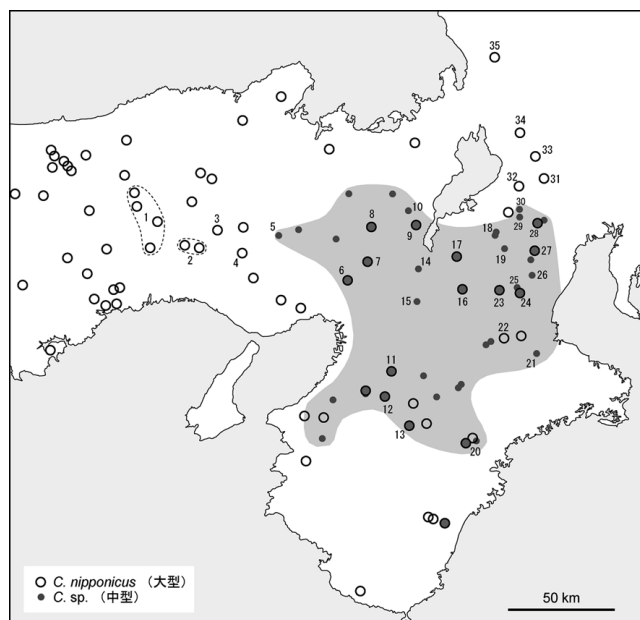


図 35 カチドキナミハグモ種群の大型種と中型種の分布

西日本のナミハグモ属は著しい地理的分化を示すとともに、種群ごとに地理的変異のパターンが異なり、種形成過程のさまざまな様相が観察されている。その多様化は、移動・分散能力が乏しいことによる著しい地理的分化が主要因であると考えられる。同じクモガタ綱に属するザトウムシ目では、中国地方における地理的分化の集中が日本の他地域に比べて著しいことが知られている（鶴崎 2007）。その理由として、中国山地の脊梁が東西方向に延び、主要河川が南北方向に流下するという地理的配置があげられている。南北に大きく移動できない地形条件のもとで気候変動が起きると、移動性の低い陸上動物では南北方向に流れる河川によって集団が東西に分断されると考えられている（鶴崎 2003）。本地域ではナミハグモ属も著しい地理的変異を示すが、とくに注目される点は、種内の地理的分化から近縁種の同所的な共存にいたる異所的種分化のさまざまな進化過程がみられることである。ザトウムシ類では外部形態や雄の交尾器だけでなく核型の地理的変異が認められるものの、染色体数の異なる地理型でさえ交雑帯を介して

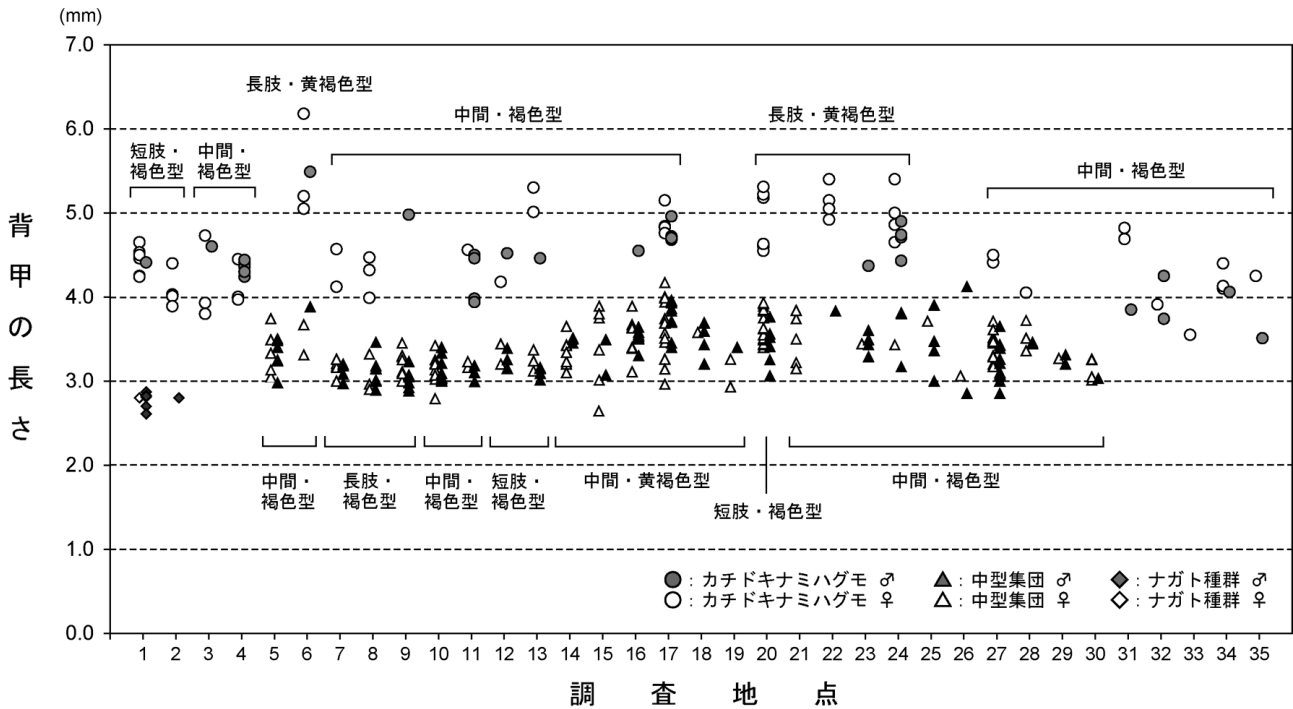


図 36 カチドキナミハグモ種群の大型種と中型種の体サイズ  
調査地点の数字は、図 35 の地図上の数字に対応する。

連続し、生殖隔離には役立っていない（鶴崎 1986, 2000）。これに対して、ナミハグモ属では分化した集団がしばしば同所的に共存しており、集団間で生殖隔離が発達し、種分化が成立しているとみなせる事例が多い。今後は、性選択のような生殖隔離機構の進化を促進するメカニズムの解明が課題になる。

中国地方における地理的分化のもう一つの特徴として、ザトウムシ類やセトウチフキバツタ群（昆虫綱バツタ目）などで分布境界が特定の河川に集中する傾向があることがあげられる（鶴崎 2007, 川上 2007）。地形的障壁は、分化した集団間の交流を妨げ、異所的な種分化を促進する。ナガトナミハグモとその近縁種群は、ナミハグモ属のなかでもっとも複雑な地理的変異が観察されるが、それぞれの地理型は河川を境界にして側所的に分布しているケースがみられる。しかし、ナガトナミハグモ種群にみられる河川の境界は、多くの分類群で分布境界が集中する特定の河川とは意味が異なるようである。過去の遺伝子交流の障壁というより、現在の分布の拡大を制限する移動障壁だと考えられる。

最近の分子系統地理学的研究では、哺乳類などのさまざまな分類群において中国地方の東西で大きな系統分岐が生じていることが明らかにされている。例えば、ニホンジカ *Cervus nippon* は北東日本グループと西南日本グループに分けられるが、その分布境界は中国地方にあり、山口県には九州から連続した西南日本グループが分布する（Tamate

et al. 1998, 高槻 2006）。また、ブナ *Fagus crenata* にみられる中国地方での系統のギャップは、九州・四国・紀伊半島の南部などに成立した複数のレフュージアに隔離された集団が中国地方の東西から分布域を拡大してきた状況だと推定されている（Fujii et al. 2002）。最終氷期の中国地方は、対馬海峡が閉じて暖流が流入しなかったため、低標高地でも寒冷で乾燥が厳しかったと考えられている。したがって、最終氷期を含む寒冷期には、中国地方が西部は九州、中部は四国、東部は近畿地方南部との間で、分布の移動や遺伝的交流を起こしやすいと考えられる（鶴崎 2007）。ナミハグモ属では狭い範囲で種レベルの地理的分化が著しいため、これらの生物とは異なる種形成のメカニズムが想定されるが、種群レベルでみると類似の地理的分布パターンが認められる。カチドキナミハグモ種群は、東日本と九州に長肢型の集団が広く分布し、中国地方と四国北部に短肢型の集団（長肢型から分化した？）が瀬戸内海を隔てて分布する。東日本と九州で生殖器の形態が類似し、その間に挟まれた中国地方と四国北部に別の地理型が分布することから、寒冷期に四国のレフュージアに隔離された集団で分化した可能性が考えられる。また、アキナミハグモと近縁なユフインナミハグモ *C. yufuin* はそれぞれ中国地方西部と九州北部に分布し、アキナミハグモの分布域の東限は島根県西部と広島県東部をむすぶあたりである（Ihara 2003a, 2007）。同様に、アキヨシナミハグモの近縁種群の分布は本州西部・九州北部・四国であり（Ihara 2003b）、これよ

り東側には体サイズや体色のよく似た別のグループの種が分布している。また、アキヨシナミハグモは中国地方西部と九州北部に分布し、形態のよく似たヒメナミハグモ *C. miyosii* は四国北部に分布する。このような地理的分布パターンは、中国地方において分布が空白になった時期があり、ブナと同様にその後の分布域の拡大にともなって地理的分化が促進されたと考えると説明しやすい。アキナミハグモやアキヨシナミハグモの近縁種群は、九州や四国のレフュージアに隔離された集団に起源し、その後の温暖な時期に西側から分布を拡げてきたと考えられる。一方、ナガトナミハグモ種群では、ナガトナミハグモが九州北部から本州西部にかけて分布し、中国地方中部以東では近縁種の著しい地理的種分化がみられる。また、中国地方と四国北部にまたがって分布する未記載種もいる。レフュージアから分布域が拡大する過程で、周辺集団の分断化によって地理的分化が促進された可能性が考えられる。ナガトナミハグモ種群にみられる形態の複雑な分布パターンは、単に集団の枝分かれによって地理的分化が起きただけでなく、過去の気候変動による森林の変遷にともなう集団の融合と分断の歴史を反映していると考えられる。このような分布域の拡大と縮小の繰り返しに強い影響を与える地史的なイベントとしては、第四紀における氷期と間氷期の繰り返しが重要であると考えられる。

### おわりに

本論文は、2008年8月に開催された日本蜘蛛学会第40回大会のシンポジウム「さらに地理的変異を考える」の講演内容を補完するものである。京都大学学位論文「西日本産ナミハグモ属の分類学的改訂：生殖器と体サイズの多様性と地理的分化」の一部であり、第1章と第3章の内容を中心に再構成した。ナミハグモ属の地理的変異の研究は、長い年月を要しているにもかかわらず、記載分類さえ進展していないのが現状である。西日本の一部の地域で地理的分化のパターンがやっと明らかになってきたが、まだ先の長い道のりといえる。しかし、本研究によって多くの人にこのクモの魅力が伝わることを望んでいる。

ナミハグモ属は、きれいな色や奇妙な形態をしているわけでもなく、見た目には地味な存在である。しかし、外見の一樣性とは裏腹に、きわめて高い種多様性を秘めている。しかも、地域レベルの非常に小さなスケールで、生殖器や体サイズの多様化をとまなう著しい地理的分化が起こっている。そのため、種分化のような進化的な過程を、採集と観察という素朴な行為によって実感することができる魅力的な研究材料である。そこには、分類学的な発見にとどまらず、種分化や生殖隔離に関連する生物多様性研究の題材があふれている。今後は、集団間の遺伝的分化の程度を明らかにすることも課題になるだろう。交尾器以外の形態の

違いが小さいナミハグモ属では、分子情報にもとづく系統解析がとくに有効である。また、分子情報から集団の分岐年代が推定できれば、近い将来には形態の進化や種分化の歴史を再構成することができるようになるかもしれない。

地理的変異の研究は、地理的分布の把握といったアマチュア研究者として取り組みやすい課題から進化研究のフロンティアまで、さまざまな関わりかたが可能である。そのような研究の魅力は、異なる立場の人との交流にもあると考えられる。昆虫類ではオサムシの研究のようなすぐれた前例もあり、アマチュアとプロの共同研究の場として、地表性クモ類の地理的変異研究の発展を期待したい。

### 謝 辞

研究を続けるにあたり多くの方々からのご支援を受け、心から感謝いたします。とくに、鳥取大学教授の鶴崎展巨博士には、研究と呼べる以前の段階から常に適切なご指導を受けています。また、学位取得にあたり、京都大学准教授の疋田努博士と立命館大学教授の吉田真博士にはたいへんお世話になりました。疋田博士には、ほとんど面識もなかったにも関わらず親身にご指導いただきました。鶴崎博士と吉田博士は、日本蜘蛛学会の現会長と前会長でもあり、学会の活動を通じての人との出会いによって研究を続けることができたと感じています。なかでも野嶋宏一氏はよき友人であり共同研究者です。近畿地方のカチドキナミハグモ種群の成果は、彼の採集努力の賜物といえます。ほかに多くの人から、貴重な標本の提供や助言や励ましを受けました。また、妻はよき理解者として研究を支えてくれるとともに、採集にも協力してくれました。二人のこども達は、何もわからない小さいときから採集につき合わせてきましたが、今では研究の意味を理解してくれていると思います。

### 引用文献

- 青木淳一 1973. 土壤動物学—分類・生態・環境との関係を中心に—. 814 pp. 北隆館, 東京.
- Bennett, G. R. 2006. Ontogeny, variation, and synonymy in North American *Cybaeus* spiders (Araneae: Cybaeidae). *Can. Entomol.*, 138: 473–492.
- Fujii, N., Tomaru, N., Okuyama, K., Koike, T., Mikami, T. & Ueda, K. 2002. Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant. Syst. Evol.*, 232: 21–33.
- フツイマ, D. J. 1991. 進化生物学 (原書第2版). 蒼樹書房, 東京. 612 pp.
- Ihara, Y. 1993. Five new small-sized species of the genus *Cybaeus* (Araneae: Cybaeidae) from the Chugoku district, Honshu, Japan. *Acta Arachnol.*, 42: 115–127.
- Ihara, Y. 2003a. *Cybaeus akiensis* n. sp. (Araneae: Cybaeidae) from western Honshu, Japan with some notes on its biology. *Acta Arachnol.*, 52: 51–57.
- Ihara, Y. 2003b. Geographic differentiation of the miyosii-group of *Cybaeus* (Araneae: Cybaeidae) in western Japan with descriptions of two new species. *Acta Arachnol.*, 52: 103–112.
- Ihara, Y. 2004. Descriptions of large- and medium-sized species of the genus *Cybaeus* (Araneae: Cybaeidae) from the Tohoku district, northern Honshu, Japan. *Acta Arachnol.*, 53: 35–51.
- Ihara, Y. 2006. *Cybaeus jinsekensis* n. sp., a spider species with protogynous maturation and mating plug (Araneae: Cybaeidae). *Acta Arachnol.*, 54: 5–13.



- Ihara, Y. 2007. Geographic variation and body size differentiation in the medium-sized species of the genus *Cybaeus* (Araneae: Cybaeidae) in northern Kyushu, Japan, with descriptions of two new species. *Acta Arachnol.*, 55: 1-14.
- 井原 庸 2007. 中国山地におけるナミハグモ属とヤミサラグモ属の交尾器形態の多様性と地理的分化のパターン. *タクサ*, 22: 20-30.
- Ihara, Y. & Nojima, K. 2004. Geographic distribution of the *Cybaeus kuramotoi*-group (Araneae: Cybaeidae) in Okayama, Tottori and Hyogo Prefectures, western Honshu, Japan, with descriptions of five new species. *Acta Arachnol.*, 53: 131-146.
- Irie, T. & Ono, H. 2001. Two new species of the genus *Cybaeus* (Araneae: Cybaeidae) from Kyushu, Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. A*, 27: 205-210.
- 川上 靖 2007. セトウチフキバツタ群(直翅目バツタ科)の各地理型にみられる「移行帯」とその形成過程の推定. *タクサ*, 22: 15-19.
- Kobayashi, T. 2006. Ten new species of the genus *Cybaeus* (Araneae: Cybaeidae) from central Honshu, Japan. *Acta Arachnol.*, 55: 29-44.
- Komatsu, T. 1968. Cave Spiders of Japan. II. *Cybaeus*, *Dolichocybaeus* and *Heterocybaeus* (Cybaeinae). *Arachnological Society of East Asia*, Osaka, 38 pp.
- 久保田耕平・市橋 甫・内田 孝 2004. 伊勢湾を渡るミカワオサムシ *Carabus arrowianus* (コウチュウ目, オサムシ科). *日本生物地理学会会報*, 59: 31-39.
- 庫本 正・増原啓一 1995. 長野岩海中の洞窟群における洞窟性動物. pp. 32-57. *In* 北九州市教育委員会文化部, 北九州市小倉南区長野の岩海と花崗岩洞窟—学術調査報告書一.
- 榎元敏也 2000. 配偶戦略. pp. 202-226. *In* 宮下 直 (編), *クモの生物学*, 東京大学出版会, 東京. 267 pp.
- 曾田貞滋・高見泰興・久保田耕平・石川良輔 2002. オサムシ類の体サイズの地理的変異: 気候適応と種間相互作用がもたらすパターン. *Jpn. J. Ent. (N. S.)*, 5: 88-97.
- 高槻成紀 2006. シカの生態誌. 東京大学出版会, 東京. 480 pp.
- Tamate, H. B., Tatsuzawa, S., Suda, K., Izawa, M. Doi, T., Sunagawa, F., Miyahira, F., & Tado, H. 1998. Mitochondrial DNA variations in local populations of the Japanese sika deer, *Cervus nippon*. *J. Mammal.*, 79: 1396-1403.
- 鶴崎展巨 1986. ザトウムシにおける地理変異の様式. pp. 145-154. *In* 木元新作 (編) *日本の昆虫地理学*, 東海大学出版会, 東京. 185 pp.
- 鶴崎展巨 2000. 地理的変異と種分化. pp. 28-51. *In* 宮下 直 (編), *クモの生物学*, 東京大学出版会, 東京. 267 pp.
- 鶴崎展巨 2003. 日野川と千代川が産み出す生物多様性—鳥取県とその周辺におけるザトウムシの地理的分化—. pp. 49-53. *In* 川上 靖 (編), *世界どうぶつ物語—動物地理学で語る鳥取から世界まで—*. 展示解説書, 鳥取県立博物館資料刊行会, 鳥取. 60 pp.
- 鶴崎展巨 2007. 地理的分化のホットスポットとしての中国山地. *タクサ*, 22: 3-14.
- Ubick, D., Paquin, P., Cushing, P.E. & Roth, V. (eds) 2005. *Spiders of North America: An Identification Manual*. American Arachnological Society. 377 pp.
- 吉倉 眞 1987. *クモの生物学* 学会出版センター, 東京. 613 pp.

Received November 12, 2008 / Accepted December 1, 2008

[Review] Species diversity and geographic differentiations of reproductive organs and body size in the genus *Cybaeus* (Araneae: Cybaeidae) in Japan.